UNIVERSITÉ
DE CAEN

FACULTÉ DES SCIENCES

N° D'ORDRE
50

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Y. SAUDRAY
Chef de Travaux

1re THÈSE : **Recherches biologiques et physiologiques sur les Myriapodes Diplopodes.**

2e THÈSE : **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le 12 Mai 1961 devant la Commission d'examen.

MM. J. JACQUET *Président.*
CH. BOCQUET, P. REY } *Suffragants.*

LONS - LE - SAUNIER
IMPRIMERIE MAURICE DECLUME

1961

UNIVERSITÉ
DE CAEN

FACULTÉ DES SCIENCES

N° D'ORDRE
50

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Y. SAUDRAY
Chef de Travaux

1re THÈSE : **Recherches biologiques et physiologiques sur les Myriapodes Diplopodes.**

2e THÈSE : **Propositions données par la Faculté.**

Soutenues le 12 Mai 1961 devant la Commission d'examen.

MM. J. JACQUET *Président.*
CH. BOCQUET, P. REY } *Suffragants.*

LONS - LE - SAUNIER
IMPRIMERIE MAURICE DECLUME

1961

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

UNIVERSITÉ DE CAEN
FACULTÉ DES SCIENCES

ANNÉE SCOLAIRE 1960-1961

Personnel enseignant de la Faculté des Sciences

MM.	LOZAC'H	Doyen, Professeur (Chimie).
	DANGEARD	Professeur (Géologie).
	SCHERER	Professeur (Physique Générale).
	APERY	Professeur (Calcul Différentiel et Intégral).
	JACQUET	Professeur (Microbiologie).
	BOCQUET	Assesseur, Professeur (Zoologie).
	COLOMBANI	Professeur (Physique).
Mme	WALTER-LEVY	Professeur (Chimie).
MM.	PITOT	Professeur (Botanique).
	CAMPBELL	Professeur (Mécanique rationnelle).
	BACHELET	Professeur (Chimie).
	MALLIAVIN	Professeur (Mathématiques).
	VIALLE	Professeur (Chimie).
	COJAN	Professeur (Physique).
	PALLU DE LA BARRIÈRE.	Professeur (Mathématiques).
	PHAM	Professeur (Mathématiques).
	GIACOMO	Professeur (Physique).
	REY	Professeur (Zoologie).
	MONIER	Professeur (Minéralogie).
	CONIA	Professeur (Chimie).
	PAREYN	Professeur (Géologie).
	BINET	Professeur sans chaire (Botanique).
	ROMANET	Maître de conférences (Chimie).
	DOGUET	Maître de conférences (Biologie Végétale).
	CABANNES	Maître de conférences (Physique).
	RYBAK	Maître de conférences (Physiologie Animale).
	MABBOUX-STROMBERG	Maître de conférences (Physique).
	GIRAULT	Maître de conférences (Mathématiques).
	SCHAAL	Maître de conférences (Chimie).
	NATAF	Maître de conférences (Mathématiques).
	THUREAU	Maître de conférences (Electronique).
	GEFFROY	Maître de conférences (Mathématiques).
	BARRAT	Maître de conférences (Physique).
	BERNARD	Maître de conférences (Chimie).
	LEGROS	Maître de conférences (Physique).
	GAULT	Maître de conférences (Chimie).
	SALMON	Maître de conférences (Physique).
Mlle	DEMEUSY	Maître de conférences (Biologie).
MM.	MOLLIER	Maître de conférences (Chimie).
	PINAZZI	Maître de conférences (Chimie).
	GRAF	Maître de conférences (Physique).
	KAUFFMANN	Maître de conférences (Microbiologie).
Mme	CONNES	Maître de conférences (Physique).
M.	CAUCAL	Secrétaire Principal des Facultés.

SOMMAIRE.

AVANT-PROPOS 9

INTRODUCTION 11

GÉNÉRALITÉS ET TECHNIQUES D'ÉLEVAGE 15

Première Partie

Développement post-embryonnaire de *Cylindroïulus (Aneuloboïulus) silvarum* Meinert 1868.

A. — Les différents stades du développement post-embryonnaire de *Cylindroïulus silvarum* 24

1. — La larve du 1er stade, p. 24 ;
2. — La formule segmentaire des divers stades, p. 25 ;
3. — Le champ ocellaire, p. 27.

B. — La variabilité segmentaire des premiers stades de *Cylindroïulus silvarum* 27

1. — Les stades I et II, p. 28 ;
2. — Le stade III, p. 30 ;
3. — Le stade IV, p. 31 ;
4. — Le stade V, p. 32 ;
5. — Le stade VI, p. 34 ;
6. — Conclusion, p. 34.

CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE 34

Deuxième Partie

Formations tégumentaires et phénomène de la mue chez les Myriapodes Diplopodes.

CHAPITRE PREMIER. — Les formations tégumentaires en période d'intermue 38

A. — Le problème de la nature cireuse de la couche externe du tégument, p. 39.

1. — Déperdition en atmosphère sèche à des températures échelonnées, p. 40 ;
2. — Expériences d'abrasion, p. 45 ;
3. — Conclusion, p. 46.

B. — La composition chimique du tégument en intermue, p. 46.

1. — Le taux de minéralisation, p. 47 ;
2. — Composition des sels minéraux, p. 47 ;

3. — Le calcium, p. 49 ;
4. — La matière organique du tégument, p. 50.

C. — Conclusion, p. 53.

Chapitre deuxième. — La mue des Diplopodes et les modifications tégumentaires qui l'accompagnent.. 54

A. — Les manifestations externes de la mue, p. 54.
1. — Phase préexuviale et signes prémonitoires de la mue, p. 54 ;
2. — L'exuviation, p. 57.

B. — Modifications chimiques du tégument au cours de la mue, p. 59.
a) *Le bilan de l'exuviation.*
1. — Bilan global de l'exuviation, p. 59 ;
2. — Variation de la teneur en sels minéraux, p. 61 ;
3. — La matière organique de l'exuvie, p. 63.
b) *Le problème de la reconstitution du nouveau tégument.*
1. — Observations sur *Glomeris, Tachypodoïulus et Polydesmus*, p. 65 ;
2. — Observations sur *Pachybolus ligulatus*, p. 66.

C. — Conclusion. p. 67.

Conclusion de la deuxième partie..... 68

Troisième Partie

Economie de l'eau et Alimentation des Diplopodes.

Chapitre premier. — Economie de l'eau 71

A. — Les apports d'eau, p. 72.
1. — L'eau contenue dans la nourriture solide, p. 72 ;
2. — Absorption directe, p. 76 ;
3. — Formation éventuelle d'eau de métabolisme, p. 79.

B. — Les pertes d'eau, p. 85.
1. — La défécation, p. 85 ;
2. — Pertes par évaporation à la surface du corps, p. 86.

Chapitre deuxième. — Quelques aspects de la nutrition des Diplopodes..... 92

A. — Le transit alimentaire, p. 93.

B. — La grandeur de la consommation alimentaire, p. 96.
1. — Grandeur de la consommation alimentaire de *Tachypodoïulus niger*, p. 96 ;
2. — Aperçu sur la consommation alimentaire de *Glomeris* et de *Cylindroïulus*, p. 98 ;
3. — Conclusion, p. 99.

C. — Le coefficient d'utilisation digestive, p. 100.
1. — Transit de la lignine, p. 100 ;
2. — Le coefficient d'utilisation digestive globale. p. 102 ;
3. — Conclusion, p. 104.

D. — Aperçu sur l'utilisation des différentes catégories alimentaires, p. 105.
1. — Les lipides, p. 106 ;
2. — Les glucides, p. 107 ;
3. — Les protides, p. 109 ;
4. — Conclusion : La relation nutritive, p. 114.

Conclusion de la troisième partie 115

Résumé et conclusions 118

Index bibliographique 121

AVANT-PROPOS.

Monsieur le Professeur M. Lafon m'a permis d'entreprendre ces recherches sur la Biologie et la Physiologie des Myriapodes Diplopodes. Je conserve un souvenir ému de la bonté avec laquelle il m'a accordé son aide et je lui présente l'expression de ma profonde reconnaissance.

La rédaction de ce mémoire a été achevée grâce à l'amicale et énergique sollicitude de Monsieur le Professeur Ch. Bocquet dont les conseils m'ont été fort précieux. Qu'il trouve ici l'expression de ma respectueuse gratitude.

Monsieur le Professeur M. Vachon m'a permis d'aborder l'étude du développement post-embryonnaire des Myriapodes Diplopodes. Je le prie d'agréer mes remerciements respectueux.

Les Diplopodes africains étudiés dans ce travail m'ont été fournis par l'intermédiaire de Monsieur le Professeur Th. Monod. Je l'en remercie bien vivement.

Messieurs les Professeurs J. Jacquet et P. Rey ont accepté de juger ce travail, je les remercie respectueusement pour la bienveillance qu'ils veulent bien m'accorder.

Je suis très reconnaissant à la Société Linnéenne de Normandie d'avoir bien voulu m'accorder l'hospitalité de ses Mémoires pour la publication de ce travail.

INTRODUCTION.

Les conditions de la vie des Arthropodes sont liées à de nombreux facteurs dont l'étude a été abordée avec succès pour beaucoup d'Insectes et de Crustacés, mais a été négligée pour les Myriapodes Diplopodes.

En dehors de leurs caractères systématiques, les Myriapodes Diplopodes doivent surtout leur originalité :

1°) aux modalités de leur développement post-embryonnaire ;

2°) à la composition chimique de leur tégument et à son influence sur le phénomène de la mue ;

3°) à l'importance du rôle que joue l'eau dans la vie de ces Arthropodes terrestres.

1°) La plupart des Myriapodes Diplopodes sont ovipares ; le jeune à sa sortie de l'œuf possède déjà tous les caractères spécifiques de l'adulte. Au cours de leur développement post-embryonnaire, ces Arthropodes ne subissent donc pas, comme la plupart des Insectes, de métamorphoses apportant des modifications profondes dans la structure de leur individu, ni même d'importants changements, comme ceux que l'on observe pendant le déroulement de la phase larvaire des Crustacés à développement indirect. L'acquisition du nombre définitif de segments de l'adulte s'effectue au cours des phénomènes d'anamorphoses dont l'étude a déjà été entreprise par divers auteurs pour plusieurs espèces.

Depuis les travaux de J. H. Fabre (1855), d'importants mémoires ont été publiés par K. W. Verhoeff ; leur synthèse a été fournie ensuite par cet auteur (1928-1932).

De son côté, H. W. Brölemann (1932), a montré toute la complexité du développement post-embryonnaire des Blaniulidés, en insistant particulièrement sur la variabilité segmentaire des échantillons qu'il avait pu observer.

Plus récemment, M. Vachon (1947) dresse à son tour un tableau des étapes de la croissance de *Pachybolus ligulatus* en montrant, lui aussi, que la variabilité segmentaire des échantillons observés est tout à fait remarquable.

Les résultats de toutes ces recherches indiquent que, pour les Iulidés, il est indispensable de connaître les modalités de leur développement post-embryonnaire pour réunir un matériel homogène en vue d'études quantitatives.

Grâce aux travaux de M. Vachon d'une part et de F. Sahli d'autre part, on possède des indications sur le développement post-embryonnaire de *Pachybolus ligulatus* et de *Tachypodoïulus niger*, que j'ai utilisés au cours de ces recherches.

J'ai eu recours également à un troisième Iulidé : *Cylindroïulus silvarum* sur lequel on ne possédait aucun renseignement de cet ordre ; j'ai donc été amené à faire précéder l'ensemble de ces recherches biologiques et physiologiques d'une rapide analyse du développement post-embryonnaire de cette espèce.

L'étude du développement post-embryonnaire des Diplopodes montre qu'il comporte un certain nombre de stades reliés entre eux par des mues qui constituent donc un aspect fort important de la vie de ces animaux.

2°) Comme chez les Insectes et les Crustacés, le caractère arthropodien des Diplopodes est marqué, entre autres, par l'existence d'un squelette tégumentaire rigide. On sait que la chitine s'y trouve en quantité plus ou moins grande comme chez les autres Arthropodes et que le tégument est durci par une imprégnation de sels minéraux représentés essentiellement par du carbonate de calcium.

La morphologie du tégument des Diplopodes a été étudiée par différents auteurs. E. Langner (1937) a montré que l'ensemble des assises tégumentaires présente une stratification tout à fait analogue à celle du tégument de la plupart des Arthropodes.

En étudiant la composition chimique du tégument dans différents groupes d'Arthropodes, M. Lafon (1943) donne quelques indications sur le degré de minéralisation de la cuticule des Diplopodes et sur sa teneur en matières organiques et en chitine.

G. Blower (1950) et J. L. Cloudsley-Thompson (1950), chacun de leur côté, par des méthodes histo-chimiques, apportent des précisions sur la nature des substances qui constituent le squelette tégumentaire des Myriapodes. Ces auteurs montrent aussi que la couche la plus externe du tégument de ces animaux peut jouer un rôle dans leur métabolisme hydrique.

Toutes ces recherches aboutissent à une meilleure connaissance des assises tégumentaires des Diplopodes en période d'intermue ; mais ne fournissent aucun renseignement sur les modifications chimiques du tégument au moment de la mue, ni sur les modalités de son édification après l'exuviation.

Je me propose donc d'apporter quelques informations complémentaires sur cette question, en insistant particulièrement sur la calcification du tégument qui ne peut s'effectuer, en dernière analyse, qu'à partir de la nourriture consommée par les Diplopodes.

3°) Les Myriapodes Diplopodes se nourrissent essentiellement de végétaux frais ou altérés.

On sait que ces animaux vivent dans des milieux dont l'humidité est toujours élevée, si bien que les aliments qu'ils consomment contiennent toujours une importante quantité d'eau.

Il semble donc que l'eau joue un rôle prépondérant dans la biologie et la physiologie de ces animaux. Il m'a semblé judicieux avant d'étudier la composition et l'utilisation digestive des aliments consommés par les Diplopodes, de donner quelques indications sur l'économie de l'eau.

Je compte montrer que pour ces Arthropodes franchement terrestres, l'eau intervient sous deux formes principales :

a) l'eau de l'atmosphère ambiante, par l'intermédiaire du tégument, passe peut-être à l'intérieur de l'organisme ; en contrepartie, quand l'atmosphère se dessèche, des pertes d'eau sont enregistrées, comme l'a montré J. L. Cloudsley-Thompson (1950) pour *Paradesmus gracilis*.

b) l'eau de l'alimentation, lors de son passage dans le tube digestif de ces animaux, peut leur permettre d'assurer le maintien de leur équilibre hydrique.

L'étude du passage de l'eau au travers des assises tégumentaires fournissant des renseignements sur la structure de celle-ci, je rattacherai son exposé à celui qui traite du tégument des Diplopodes.

L'étude de l'alimentation des Diplopodes vient à la suite de l'exposé sur l'économie de l'eau, car cette dernière joue en fait un rôle considérable dans l'élaboration de l'aliment consommé par ces animaux. C'est ainsi qu'elle favorise l'altération du bois consommé par de nombreux Diplopodes xylophages.

Je compte montrer que la xylophagie des Diplopodes est plus apparente que réelle, la composition du bois consommé étant toujours fort différente du bois sain que ces animaux ne consomment pratiquement jamais.

GÉNÉRALITÉS SUR LE MATÉRIEL ÉTUDIÉ ET LES TECHNIQUES D'ÉLEVAGE.

La plupart des Myriapodes Diplopodes étudiés dans ce travail vivent en Normandie ; cependant, deux espèces représentées par des individus de grande taille proviennent de la région de Dakar.

a) Diplopodes récoltés en Normandie.

Les principales recherches concernant la présence de Diplopodes en Normandie sont dues à H. Gadeau de Kerville qui a publié les listes des principales espèces de ce groupe vivant dans cette région (1884, 1886, 1887, 1889). Ces listes, ayant été soigneusement établies d'après les diagnoses toujours valables de R. Latzel, sont particulièrement utiles pour les biologistes désirant étudier les Myriapodes Diplopodes du Nord-Ouest de la France.

Je n'ai pas essayé de retrouver toutes les espèces signalées en Normandie. Me proposant d'effectuer des recherches surtout quantitatives, mon premier objectif a été de déterminer pour certains de ces Diplopodes, les stations qui pourraient me fournir un grand nombre d'individus d'une même espèce ou des exemplaires dont la taille relativement grande me permettrait les observations que je me proposais de faire.

Je préciserai donc, pour ces espèces, les lieux de récolte, et dans la mesure du possible, les conditions de leur habitat qui m'ont suggéré, pour chacune d'elles, la méthode d'élevage à utiliser.

1) *Polyzonium germanicum* Brandt.

Polyzonium germanicum Brandt est une espèce fort commune en Normandie. Je l'ai récoltée aux environs de Lisieux ; elle y est abondante en particulier au flanc des coteaux de St Martin-de-la-Lieue ; elle se trouve communément près de Rouen dans la Forêt de la Londe, dans la région de Coutances et en Forêt de Bagnoles de l'Orne. Il semble que cette espèce affectionne particulièrement la mousse et la terre végétale de la plupart des talus ou des flancs des coteaux.

A cause de la petite taille des représentants de cette espèce, je ne l'ai pas utilisée pour les recherches dont les résultats sont exposés dans ce mémoire ; cependant j'ai entrepris avec succès son élevage au laboratoire.

On place les animaux, avec un peu de mousse sur de la terre humide, dans des cristallisoirs recouverts d'un opercule. Ils vivent longtemps (jusqu'à 6 mois), si on prend soin de maintenir une humidité élevée à l'intérieur des récipients.

J'ai pu observer des pontes obtenues à partir d'animaux élevés de cette manière. Comme le signale H. W. Brölemann (1935), j'ai constaté que la femelle reste enroulée autour des œufs qu'elle a pondus jusqu'à l'éclosion. Chez toutes les espèces de Diplopodes dont j'ai observé l'éclosion, cette dernière s'effectue en deux temps qui correspondent aux ruptures des deux chorions. Il en est de même pour *P. germanicum* avec cette différence que le premier temps est toujours plus long que chez les autres Diplopodes observés. L'enveloppe la plus externe ou premier chorion, blanc jaunâtre et opaque, se fend selon le grand axe de l'œuf. En s'élargissant et en se prolongeant jusqu'à la base de l'œuf, cette fente permet à l'embryon, toujours enveloppé dans le deuxième chorion, de se dégager et de faire hernie à l'extérieur. On peut alors observer l'embryon au travers de ce deuxième chorion qui est mince et transparent. L'œuf garde cet aspect pendant une quinzaine de jours au cours desquels l'embryogenèse se poursuit. Cette durée relativement longue ne se retrouve pas chez les autres espèces dont j'ai pu observer l'éclosion. Le deuxième temps, beaucoup plus court, consiste en une rupture du deuxième chorion, duquel la larve s'extirpe en un ou deux jours. Le jeune Polyzonium porte 4 paires d'appendices locomoteurs tous fonctionnels, tandis que nous verrons que les Diplopodes naissent généralement avec 3 paires de pattes. La présence d'une paire supplémentaire est peut-être due au temps particulièrement long qui sépare les ruptures des deux chorions et pendant lequel se poursuit l'embryogenèse.

2) **Représentants du genre *Glomeris* Lat. 1802.**

On admet habituellement que le genre *Glomeris* Lat. est représenté par des espèces vivant parmi les feuilles mortes, dont elles se nourrissent ; ce sont donc des espèces phyllophages. Les observations que j'ai faites dans le N. O. de la France confirment cette donnée ; cependant le domaine épigée des *Glomeris* ne se limite pas à la couche de feuilles mortes des sous-bois. J'ai récolté des *Glomeris* cohabitant avec les Isopodes Oniscoïdes *Oniscus asellus* L. et *Porcellio scaber* Lat., sous des pierres et sous des écorces de bois mort dont ils se nourrissent, ce qui permet de les considérer alors comme des xylophages.

Les espèces que l'on récolte le plus communément dans notre région sont : *G. marginata* Villers et *G. hexasticha* Brandt.

Les localités de récolte sont les suivantes : environs de Rouen (Forêt de la Londe) ; région de Lisieux (Forêt du Val Richer) ; environs de Caen (Forêt de Cinglais) ; Forêt de Bagnoles de l'Orne ; Val de Saire (bois de la Pernelle).

Enfin, je dois signaler la présence de *G. marginata* très près de la mer à Ouistreham, au lieu-dit La Pointe du Siège. Située à l'embouchure de l'Orne, c'est une zone qui correspond à un ancien cordon

littoral séparé de sa base par le canal de Caen à la mer. En hiver, j'y ai récolté *G. marginata* au pied de touffes de *Psamma arenaria* et à proximité d'un endroit où se trouvait en hibernation l'Amphipode *Talitrus saltator* L. Si la présence de cette dernière espèce dans ce milieu n'a rien d'exceptionnel, il en va tout autrement de *G. marginata* qui vit habituellement dans des endroits soustraits aux variations brutales des conditions climatiques. En effet, la Pointe du Siège est exposée aux vents du large et subit en été l'effet direct de l'ensoleillement ; si bien que la température et le degré hygrométrique au niveau du sol y sont sujets à de grandes variations. La présence de *G. marginata,* dans une zone aussi différente de son habitat normal, souligne l'intérêt d'une étude de son comportement et de celui des autres Diplopodes en fonction des variations des conditions atmosphériques.

Au laboratoire j'ai entrepris l'élevage de *G. marginata* et de *G. hexasticha* ; il ne présente pas de difficultés, pourvu que deux conditions essentielles soient remplies. Il faut tout d'abord, maintenir dans les cristallisoirs d'élevage un degré hygrométrique élevé et voisin de 100 % d'H.R. (humidité relative) ; pour cela, il suffit d'enduire la cordeline des cristallisoirs avec de la vaseline et de les recouvrir d'un opercule. Il faut ensuite maintenir, dans l'enceinte d'élevage, une température ne dépassant pas 15°C. La nourriture de ces animaux est constituée, de préférence, de feuilles mortes dont il suffit de faire une provision lors de leur récolte. J'ai conservé ces feuilles dans des récipients plus hauts que larges, afin d'avoir une couche épaisse de feuilles mortes à chaque renouvellement de nourriture et donné aux animaux des feuilles en provenance du fond du récipient ; elles sont, en effet, toujours plus humides et plus tendres que celles qui se trouvent au-dessus. Dans certains cas, les *Glomeris* peuvent se nourrir de bois mort, à l'exclusion de résineux.

J'ai pu observer des œufs après leur ponte au laboratoire. A partir de la nourriture dont elle dispose, la femelle façonne de petites masses plus ou moins sphériques et, dans chacune d'elles, dépose un œuf. Dans certains cas, deux ou même trois masses sont réunies et constituent alors un agglomérat dans lequel se trouvent deux ou trois œufs ayant chacun sa propre loge. Ces nids façonnés par la femelle constituent la première nourriture des jeunes après l'éclosion. Ces jeunes larves possèdent trois paires de pattes fonctionnelles portées par les segments 2, 3 et 4 et deux paires d'ébauches de pattes sur chacun des segments 5 et 6. Ces ébauches prendront la forme d'appendices fonctionnels après la première mue.

3) ***Polydesmus complanatus*** **L.**

Polydesmus complanatus L. est une espèce que l'on récolte très souvent avec *G. marginata* et *G. hexasticha* parmi les feuilles mortes ; on la trouve aussi sous l'écorce d'arbres morts. Je l'ai cherchée vainement à la Pointe du Siège à Ouistreham ; ses exigences écologiques, certainement plus strictes que celles de *G. marginata,* entraînent probablement son absence d'un habitat qui présente de grandes variations de température et d'humidité.

Cette espèce est plus difficile à élever que les autres. Les animaux placés dans des cristallisoirs avec du bois pourri et des feuilles mortes ont évidemment besoin d'humidité ; mais l'excès d'eau entraîne une mortalité fréquente qui est surtout élevée chez les jeunes individus.

La femelle pond ses œufs dans un nid qu'elle façonne en forme de cône renversé, reposant le plus souvent sur un morceau de bois. Les parents restent tous les deux à proximité du nid pendant toute la durée du développement embryonnaire. L'éclosion s'effectue en deux temps ; la sortie du deuxième chorion, qui libère définitivement la larve, s'opère deux à trois jours après la sortie du premier chorion. La jeune larve est hexapode et très active ; la mort de la quasi-totalité des larves lors de la première mue ne m'a pas permis, jusqu'à maintenant, de suivre le développement post-embryonnaire de cette espèce.

4) **Représentants du genre *Tachypodoïulus* Verhoeff.**

Deux espèces, au moins, représentent ce genre en Normandie : *T. albipes* C. Koch et *T. niger* Leach.

Tachypodoïulus albipes vit sous les écorces d'arbres morts, sous les pierres ou dans la mousse. C'est une espèce dont certains exemplaires peuvent atteindre 5 cm de long. Aussi est-elle fort précieuse pour des études quantitatives concernant la composition chimique du tégument ou le métabolisme des Diplopodes. Malheureusement, si elle est présente dans toute la Normandie, elle ne se trouve à chaque station que sous forme isolée ; je n'ai jamais observé plus de deux individus à la fois sous un grand morceau d'écorce de bois mort qui constitue un faciès habituellement fréquenté par cette espèce.

J'ai récolté cette espèce dans la région de Lisieux (Forêt du Val Richer), dans la région de Rouen (Forêt de la Londe), dans la région de Bagnoles de l'Orne (Forêt de Bagnoles), dans le Val de Saire (Bois de la Pernelle). J'ai constaté sa présence dans la Forêt de Fougères et dans le Finistère aux environs de Morlaix.

Tachypodoïulus niger Leach est moins fréquent que *T. albipes* ; mais il est représenté chaque fois par un bien plus grand nombre d'individus, surtout au printemps et en automne.

En Normandie, le milieu qui m'a semblé le plus favorable pour sa récolte se trouve dans les herbages plantés de pommiers âgés et mal entretenus. Les branches mortes de pommier, tombées par terre, recouvrent souvent des dizaines d'exemplaires de cette espèce. Ces Diplopodes s'introduisent dans les anfractuosités de l'écorce, au milieu de la mousse, ou s'enfoncent de 4 à 5 cm dans la terre végétale à très peu de distance de la branche tombée à terre.

J'ai constaté la présence de cette espèce dans toute la Normandie ; elle est particulièrement abondante dans le Pays d'Auge, surtout aux environs de Lisieux, d'où proviennent tous les exemplaires utilisés dans le présent travail.

Son élevage au laboratoire ne présente pas de difficultés particulières, mais il faut prendre la précaution de maintenir les animaux en atmosphère humide et de leur donner des morceaux de bois pourri comme nourriture.

La femelle adulte pond ses œufs au fond d'une sorte de terrier qu'elle creuse dans le bois ; à l'éclosion, qui s'effectue en deux temps, la larve possède trois paires d'appendices locomoteurs ; elle reste cependant immobile et vit sur ses réserves vitellines. Elle devient active après la première mue.

5) ***Cylindroïulus (Aneuloboïulus) silvarum*** **Meinert.**

Cylindroïulus silvarum Meinert est le Myriapode Diplopode que j'ai rencontré le plus fréquemment en Normandie. Son extension déborde largement le cadre de la région normande, puisqu'il a fait l'objet d'une étude en Sarre par F. Sahli (1955) et que j'ai observé sa présence un peu partout en Bretagne. Son habitat de prédilection semble constitué par les morceaux de bois pourri et humide dans lequel il s'enfonce ; je l'ai récolté aussi, au moment de la reproduction, en Avril, en grande abondance entre le bois et l'écorce d'ormes abattus depuis plus d'un an. D'après mes observations, il ne se nourrit que de bois mort ; il ne se trouve parmi les feuilles mortes que rarement et n'habite jamais dans la mousse. Bien que je l'aie récolté près des habitations de la zône côtière où il se trouve transporté avec du bois de chauffage, sa présence au voisinage de la mer n'est pas généralisée, et l'on peut considérer que c'est une espèce qui vit essentiellement à l'intérieur des terres.

Son élevage au laboratoire ne présente aucune difficulté ; on place les animaux dans des cristallisoirs contenant du bois humide provenant du lieu de récolte et on recouvre ces récipients d'un opercule qui gardera toute l'humidité ; enfin, on maintient les animaux à une température qui ne doit pas dépasser 15°C.

Les œufs sont déposés par la femelle dans des cavités qu'elle creuse dans le bois pourri. Après l'éclosion, effectuée en deux temps, la larve est hexapode et immobile ; elle ne devient active qu'après la première mue.

6) ***Blaniulus guttulatus*** **Bosc 1792.**

Blaniulus guttulatus Bosc est une espèce très abondante dans tout le N. O. de la France (Lisieux, Coutances, Cherbourg, environs de Caen, Luc-sur-Mer). On la récolte sous des morceaux de bois en décomposition et même sur des cadavres de vers de terre. Certains auteurs considèrent ce Diplopode comme parasite du fraisier ; je l'ai effectivement observé sur des fraises qu'il dévore ; mais il s'agit toujours de fruits déjà attaqués par des limaces ou atteints d'un début de pourrissement. C'est une espèce dont on rencontre toujours un grand nombre de représentants à la fois ; j'ai dénombré jusqu'à plus de cent individus dans un tubercule de pomme de terre en décomposition. L'examen de ces populations montre qu'elles sont toujours constituées d'animaux appartenant à de nombreux stades. Il n'est pas rare de trouver, pour une centaine d'individus, des représentants de 5 ou 6 stades différents.

On sait que l'on a l'habitude de définir chaque stade par une formule segmentaire formée de deux nombres. L'un le numérateur, indique le nombre total de segments du Diplopode étudié, l'autre, le dénominateur, le nombre de segments dépourvus d'appendices ou apodes. Or, chez les *Blaniulidés*, il existe souvent pour un même stade plusieurs formules segmentaires, si bien que l'étude de la composition segmentaire d'un échantillon de ces animaux devient fort complexe. H. W. Brölemann (1923), en dressant des tableaux de formules segmentaires de plusieurs espèces de *Blaniulidés*, a essayé de définir les étapes de la croissance de ces animaux. Malheureusement, le développement post-embryonnaire des Iulidés est si compliqué qu'on ne peut pas le codifier dans des tableaux permettant de retrouver les différents stades des individus récoltés et fixés.

Ce n'est que par la méthode des élevages et en s'astreignant à suivre chaque individu pendant son développement post-embryonnaire que l'on peut étudier les étapes de la croissance de ces Diplopodes.

J'ai donc entrepris l'élevage de *Blaniulus guttulatus* ; mais je n'ai pas obtenu de résultats aussi satisfaisants que pour les autres espèces. C'est ainsi que n'ayant pu observer de pontes de *B. guttulatus*, il m'a été impossible d'en suivre l'éclosion ; mais j'ai récolté dans la nature des larves ne portant que trois paires de pattes, que je crois pouvoir considérer comme appartenant au premier stade. Si cette interprétation est correcte, la larve de *B. guttulatus*, contrairement à celles des Iulidés *T. niger* et *C. silvarum*, est mobile dès sa sortie du 2e chorion.

b) Diplopodes provenant de la région de Dakar.

Les Diplopodes de nos régions tempérées ne représentent qu'un petit nombre d'espèces par rapport à celui de toutes les espèces africaines ou asiatiques qui vivent dans les régions tropicales et équatoriales. Parmi ces dernières, certaines sont représentées par des individus de grande taille permettant des études quantitatives comme celle que je me proposais de poursuivre, sur les assises tégumentaires en particulier.

J'ai reçu, par l'intermédiaire de l'I.F.A.N., plusieurs lots de *Pachybolus ligulatus* et d'*Ophistreptus digitulatus* récoltés dans l'arrière-pays de Dakar, dans une région qui subit sans aucun doute de grands écarts hygrométriques et thermiques, ces animaux m'étaient envoyés à la saison des pluies pendant laquelle on les trouve en grand nombre.

Dès leur réception, les animaux étaient triés ; les morts étaient fixés à l'alcool-formol ; le reste était placé dans des terrariums bien clos afin que le degré hygrométrique reste élevé. L'élevage de ces animaux était conduit à une température de 20 à 25°C. La nourriture dont ils disposaient était constituée de bananes, de carottes et de feuilles de laitue.

1) ***Pachybolus ligulatus*** **Voges.**

Pachybolus ligulatus Voges est une espèce commune dans toute l'Afrique centrale. Les individus adultes peuvent atteindre jusqu'à 15 cm de longueur pour un poids de 15 g.

En élevage, *P. ligulatus* creuse dans le sol une galerie dans laquelle il se tient le jour et d'où il sort la nuit. J'ai pu observer l'accouplement au laboratoire ; mais les femelles qui s'étaient accouplées n'ont pas pondu, aussi je ne peux rapporter aucune observation, ni sur la ponte ni sur les premiers stades larvaires. Le développement post-embryonnaire de cette espèce a été bien étudié par H. W. Brölemann (1926) et par M. Vachon (1947). D'après ce dernier auteur, qui a étudié des exemplaires fixés provenant de la Côte d'Ivoire, le premier stade larvaire comporterait 5 segments et serait de formule 5/1. Le tableau que cet auteur dresse des différentes étapes de la croissance de cette espèce montre en particulier que la formule segmentaire ne suffit pas, à elle seule, pour définir les différents stades de ces Diplopodes.

2) ***Ophistreptus digitulatus*** **Karsch.**

Ophistreptus digitulatus Karsch est aussi une espèce commune en Afrique Centrale ; sa présence est signalée par H. W. Brölemann (1926) au Dahomey et en Afrique Orientale.

Les quelques exemplaires que j'ai pu étudier se trouvaient avec les *P. ligulatus* provenant de la région de Dakar. Ils atteignaient 8 à 9 cm de longueur pour un poids de 8 à 9 g à l'état frais, ce qui permet des études quantitatives d'ordres biochimique par exemple.

Ces animaux ont été élevés dans les mêmes conditions que *P. ligulatus* ; mais je n'ai jamais pu observer, ni accouplement, ni ponte. Deux exemplaires ont mué en terrarium ce qui m'a permis d'étudier la composition chimique de leurs exuvies.

PREMIÈRE PARTIE.

DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE D'UN DIPLOPODE : *Cylindroïulus (Aneuloboïulus) silvarum* Meinert 1868.

Cylindroïulus (*Aneuloboïulus*) *silvarum* Meinért 1868 est un Iulidé particulièrement commun en Normandie.

D'après F. Sahli (1955), l'aire de répartition de cette espèce s'étend de la Scandinavie du Sud à la vallée de la Garonne en passant par l'Allemagne du Nord, les Ardennes et le Bassin Parisien. N'ayant pas été, jusqu'à maintenant, signalé ni à l'Est du Rhône, ni dans la région danubienne, on peut la considérer comme une espèce vivant essentiellement dans le Nord-Ouest de l'Europe.

Sa réelle abondance et ses possibilités de longue survie en élevage m'ont incité à en étudier le développement post-embryonnaire. J'ai déjà fourni (1952) quelques renseignements sur les étapes de la croissance de cette espèce. La plupart de mes observations ont d'ailleurs été confirmées par les résultats obtenus par F. Sahli (1955) qui a étudié des *Cylindroïulus silvarum* vivant en Sarre aux environs de Mettlach et dans la zone des Schwarzwälder.

Comme celui de tous les Diplopodes, le développement post-embryonnaire de *C. silvarum* comporte un certain nombre de stades dont chacun est compris entre deux mues. Pour définir ces stades, H. W. Brölemann (1923) et M. Vachon (1947) établissent la formule segmentaire du Diplopode considéré. Pour ces auteurs, cette formule est une fraction dont le numérateur est le nombre total de segments post-céphaliques du Diplopode, y compris le telson, et le dénominateur le nombre de segments dépourvus d'appendices ou apodes, telson compris. C'est ainsi qu'au stade 25/8, un *C. silvarum* est constitué de 25 segments dont les 8 derniers sont apodes.

H. W. Brölemann (1927) en établissant une formule segmentaire qui englobe le nombre total de segments, inclut dans celle-ci le telson qui reste évidemment apode pendant toute la vie de l'animal et qui n'a évidemment pas valeur de métamère. Or, l'emploi d'une telle formule segmentaire masque l'originalité du telson par rapport aux segments vrais du corps. D'autre part, cette formule ne met pas en évidence le

nombre de segments pédigères, puisqu'il faut, chaque fois, pour le connaître, retrancher du numérateur, le nombre qui figure au dénominateur.

Il me paraît donc plus judicieux de remplacer la formule classique de H. W. Brölemann par une autre qui exprime réellement pour tous les stades le nombre de segments de chaque catégorie, que comporte *Cylindroïulus silvarum*.

Cette nouvelle formule prend la forme d'une fraction. Le numérateur indique le nombre de segments ayant rang de pédigères, c'est-à-dire, le col et tous les segments portant des appendices. Le dénominateur est une somme dont le premier terme indique le nombre de segments apodes (normalement, ces apodes prendront rang de pédigères au stade suivant) ; le second terme est représenté par la lettre T ou telson, dont l'importance dans la formation des futurs segments est ainsi mise en évidence.

Dans l'exemple ci-dessus (*C. silvarum* au stade 25/8), la formule est donc 17/7 + T, ce qui signifie que l'on dénombre 17 pédigères et 7 apodes précédant le telson.

Je complèterai dans cette première partie, les renseignements que j'ai déjà apportés sur le développement de *C. silvarum*. A l'aide de cet exemple, je compte montrer que les Diplopodes constituent un matériel sur lequel les recherches quantitatives d'ordre biologique ou physiologique sont rendues délicates par l'hétérogénéité des échantillons que l'on peut étudier.

A. — LES DIFFÉRENTS STADES DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DE *CYLINDROIULUS SILVARUM*.

1) La larve du premier stade.

Après s'être libéré du deuxième chorion, *C. silvarum* a terminé son éclosion ; on peut toutefois se demander si celle-ci indique bien la fin de la période embryonnaire et si la larve qui en résulte correspond au premier stade post-embryonnaire de ce Diplopode.

En effet, un certain nombre de symptômes pourraient faire penser qu'il sagit d'un stade embryonnaire libre. L'animal, reposant sur le côté, demeure immobile à l'exception de quelques ondes de mouvements musculaires très atténués qui l'agitent de temps à autre. Ses appendices sont rudimentaires et non fonctionnels. Il ne possède pas d'ocelles et n'a pas de pores répugnatoires. Son tégument est mince, peu pigmenté et mou. Enfin, cette larve ne consomme aucun aliment, ce qui indique qu'elle continue d'utiliser ses réserves vitellines.

Cependant, j'ai constaté qu'au bout de 22 à 26 heures, cette larve se dépouille d'une sorte de membrane mince qui l'entourait complètement et que l'on ne peut confondre avec un chorion supplémentaire. L'expulsion de cette membrane s'effectue en deux temps, de la façon suivante :

1° — Il se produit une rupture dorsale entre la tête et le col, puis une pellicule superficielle du tégument qui recouvre la tête glisse sur celle-ci vers l'avant.

2° — Quant cette fine capsule céphalique est arrivée au niveau de la première paire de pattes, on remarque qu'une fine couche tégumentaire glisse le long du corps et est rejetée au niveau des valves anales, auxquelles elle adhère pendant quelque temps.

Cette expulsion est donc une véritable exuviation qui s'effectue 24 heures environ après l'éclosion. *C. silvarum* éclôt ainsi juste avant ou même pendant la phase préexuviale de sa première mue. Bien qu'elle ne soit pas active et qu'elle continue à vivre d'une façon autotrophique, je considère que cette larve correspond bien au premier stade post-embryonnaire de cette espèce.

J'ai déjà indiqué (1952) que cette larve est formée d'une tête et de 6 segments post-céphaliques. Le premier, ou col, est apode et le restera pendant toute la vie, les trois suivants portent chacun une paire de pattes et les deux derniers sont apodes.

La formule segmentaire du stade I de *C. silvarum* est donc : $\frac{4}{2+T}$.

2) La formule segmentaire des divers stades.

En suivant, d'une part les jeunes depuis l'éclosion jusqu'au stade 8 et d'autre part des individus âgés récoltés dans la nature puis mis en élevage au laboratoire, j'ai pu, par recoupement, dresser un premier tableau du développement post-embryonnaire de *C. silvarum*.

TABLEAU I.

Formules segmentaires
des stades du développement post-embryonnaire
de *Cylindroïulus silvarum*.

Stades	Y. Saudray		F. Sahli (1955)	
	formules segmentaires	Durée	formules segmentaires	
I.....	7/3 ou 4/2+T	24 heures		
II.....	12/6 ou 6/5+T	15 jours		
III.....	18/7 ou 11/6+T	1 mois		
IV.....	25/8 ou 17/7+T	1 mois		
V.....	32/8 ou 24/7+T	1 mois		
VI.....	39/8 ou 31/7+T	6 semaines		
VII.....	46/7 ou 39/6+T	2 mois		
VIII.....	50/5 ou 45/4+T	2 à 3 mois	50/5	
IX.....	52/4 ou 48/3+T	5 à 6 mois	52/4	
X.....	54/3 ou 51/2+T	5 à 6 mois	54/3	55/3
XI.....	54/1 ou 53/0+T	5 à 6 mois	56/3	
XII.....	55/1 ou 54/0+T	?	57/2	
XIII.....			59/2	60/3
XIV.....			60/2	

De son côté, F. Sahli, en partant d'individus du stade VIII et en étudiant ses récoltes d'après le critère ocellaire que j'avais défini, a dressé le tableau des formules segmentaires des stades âgés.

Je donne dans le tableau suivant (tableau 1) une récapitulation de la formule segmentaire habituelle des différents stades de *C. silvarum*. J'avais précédemment (1952) utilisé la formule segmentaire de H. W. Brölemann, pour permettre une comparaison, j'indique pour chaque stade les deux formules employées.

A chaque nouveau stade, ce Diplopode acquiert par rapport au stade précédent, un certain nombre de segments apodes qui s'intercalent entre les anciens apodes devenus pédigères et le telson. Il semble donc logique d'affecter à chaque stade une formule segmentaire.

Malheureusement, si cette formule segmentaire est tout à fait valable pour les tout premiers stades, il en va tout autrement avec les stades suivants, pour lesquels on observe une variabilité dans le nombre total de segments et dans le nombre d'apodes.

On s'en rendra compte en consultant le tableau 2 qui donne la formule segmentaire d'un certain nombre de *C. silvarum* récoltés le 12 Janvier 1956 près de St-Lô.

TABLEAU II.

Répartition d'un échantillon de *Cylindroïulus silvarum* par rapport à la formule segmentaire.

Formule segmentaire	Nombre d'individus	Nombre de rangées d'ocelles	Stade
17/7 + T	6	3	IV
23/7 + T	62	4	V
24/7 + T	74		
25/7 + T	18		
29/6 + T	8	5	VI
30/6 + T	18		
31/7 + T	40		
32/6 + T	16		

A la formule segmentaire 17/7 + T correspond le stade IV, comme nous venons de le voir (tableau 1).

Les larves ayant pour formules respectives 23/7 + T, 24/7 + T et 25/7 + T appartiennent au stade V avec prédominance de la formule 24/7 + T.

Le stade suivant (stade VI) a été défini par la formule 31/7 + T ; or en dehors de cette formule, on dénombre des animaux à 29/6 + T, à 30/6 + T et à 32/6 + T, ce qui correspond à une certaine dispersion autour de la formule habituelle que j'ai indiquée (tableau 1).

3) Le champ ocellaire.

C'est en partant d'une telle observation que j'ai cherché, pour définir un stade donné, un critère présentant plus de sécurité que la formule segmentaire.

K. Verhoeff (1928 et 1932) avait déjà indiqué pour certains Diplopodes, par exemple *Tachypodoïulus*, en même temps que le nombre de segments du corps, le nombre d'ocelles que comporte le champ ocellaire.

M. Vachon (1947) en étudiant les étapes de la croissance de *Pachybolus ligulatus*, montre qu'à chaque nouveau stade, le champ ocellaire de ce Diplopode s'agrandit par l'adjonction d'une nouvelle rangée d'ocelles. Cependant cet auteur laisse un doute sur l'emplacement exact des premiers ocelles et sur la direction dans laquelle s'effectue la croissance du champ ocellaire.

En partant de la larve du premier stade qui est aveugle, mais présente une tache ocellaire punctiforme, j'ai pu suivre la croissance du champ ocellaire de *Cylindroïulus silvarum*. J'ai pu me rendre compte qu'au deuxième stade, il existe un ocelle de chaque côté de la tête à proximité de l'angle postéro-latéral de celle-ci. Après chaque mue, une nouvelle rangée d'ocelles apparaît, elle comprend d'abord 2 ocelles, puis 3 et ainsi de suite jusqu'à 6 rangées de 6 ocelles correspondant au stade VII. A partir de ce stade, les nouvelles rangées sont constituées de 6 ocelles et quand le champ ocellaire serre de trop près l'antenne, il peut manquer 1 ou plusieurs ocelles dans chaque nouvelle rangée.

La croissance du champ ocellaire s'effectue donc de l'arrière vers l'avant ; et pour *C. silvarum*, on définit chaque stade par le nombre de rangées ocellaires (R.O.).

B. — LA VARIABILITÉ SEGMENTAIRE DES PREMIERS STADES DE *CYLINDROIULUS SILVARUM*.

A partir d'une étude de la formule segmentaire d'individus récoltés dans la nature, F. Sahli a donné quelques indications sur la variabilité segmentaire des adultes des deux sexes de *C. silvarum*. Les résultats d'une telle analyse permettent de se rendre compte de la complexité de la formule segmentaire des adultes de cette espèce ; ils montrent par ailleurs que la formule segmentaire ne semble pas influencée par le sexe de l'animal.

Malheureusement, l'analyse d'une récolte, aussi abondante qu'elle soit, ne permet pas de préciser les différentes formules segmentaires par lesquelles chaque animal est passé. Elle ne tient pas compte d'autre part des individus qui sont morts au cours de leur développement et dont la formule segmentaire est ignorée.

Pour aborder l'étude de cette question, j'ai préféré recourir à la méthode des élevages afin de suivre le développement collectif d'un échantillon de jeunes *C. silvarum* éclos au laboratoire.

Cette méthode présente de sérieux inconvénients, car il est malheureusement très difficile d'élever un grand nombre de jeunes larves sans déplorer à un moment ou à l'autre une mortalité massive des jeunes en élevage. Comme d'autre part, ces Diplopodes ne fournissent qu'une génération par an, tout échec dans un élevage reporte à l'année suivante les observations que l'on désire effectuer au moyen de cette méthode.

Néanmoins, j'ai réussi à suivre jusqu'au 6e stade, deux séries de *Cylindroïulus silvarum* ; la première m'a fourni 76 larves du 6e stade ; la seconde, dont je rends compte ici, m'en a fourni 593.

Schéma expérimental.

Au moment de la reproduction de *C. silvarum*, c'est-à-dire vers Avril-Mai, on place une centaine d'adultes des deux sexes dans des cristallisoirs contenant de préférence de l'orme ou du peuplier.

Au bout d'un certain temps, les femelles pondent dans les fragments de bois dont elles disposent. On réunit les pontes dans des cristallisoirs plus petits et l'on attend l'éclosion. Les jeunes sont ensuite réunis par 50 à 100 dans des cristallisoirs contenant du bois altéré qui leur sert de nourriture. Des observations fréquentes permettent de déceler les animaux qui muent ; après leur mue ces animaux sont observés au faible grossissement et on note pour chacun d'eux la formule segmentaire ainsi que le nombre de pores répugnatoires et le nombre de rangées d'ocelles. Les animaux ayant même formule segmentaire sont rassemblés dans un même cristallisoir. Pour l'analyse des résultats, je n'ai tenu compte que des larves effectivement arrivées jusqu'au 5e stade, celles qui sont mortes en cours de développement sont négligées car elles pourraient présenter une formule aberrante ou anormale en relation avec la cause de leur mort.

Résultats.

J'ai rassemblé dans le tableau 3 l'ensemble des résultats obtenus pour les 593 larves de *C. silvarum* parvenues jusqu'au stade VI, c'est-à-dire à 5 rangées d'ocelles.

Lecture du tableau 3.

L'effectif de l'échantillon étudié dans ce tableau est constitué par 593 larves que j'ai suivies à partir de l'éclosion.

1°) Les stades I et II.

Aux stades I et II, le nombre total des segments est constant et il en est de même du nombre des segments apodes, si bien que la formule segmentaire des *Cylindroïulus* des deux premiers stades est fixe et définit réellement chacun d'eux :

Stade I : 4/2 + T (0 R. O.)
Stade II : 6/5 + T (1 R. O.).

TABLEAU III.

Formules segmentaires de 593 larves de *Cylindroïulus silvarum* au cours des 5 premiers stades de leur développement post-embryonnaire.

Stades	I	Nombre de larves	II	Nombre de larves	III	Nombre de larves	IV	Nombre de larves	V	Nombre de larves
	0 R. O.		1 R. O.		2 R. O.		3 R. O.		4 R. O.	
Formules segmentaires : Nombre de segments pédigères / Nombre de segments apodes + T	4/2+T	593	6/5+T	593	11/5+T	1	16/6+T	1	22/6+T	1
									23/6+T	27
							17/6+T	126		
									23/7+T	99
					11/6+T	368				
									24/6+T	36
							27/7+T	242	24/7+T	35
									24/8+T	13
									24/7+T	193
							18/6+T	43		
									24/8+T	8
					11/7+T	224				
									25/6+T	20
							17/8+T	181	25/7+T	135
									25/8+T	26

2°) Le stade III ou stade à 2 rangées d'ocelles (2 R.O.).

Le passage du stade II au stade III s'accompagne d'une augmentation du nombre total de segments ; cette augmentation, qui porte uniquement sur les apodes, est variable puisque l'on dénombre des larves appartenant à trois types de formules segmentaires :

11/5 + T : 1 individu ;
11/6 + T : 368 individus soit 62,06 % de l'effectif total ;
11/7 + T : 224 individus soit 37,77 % de l'effectif total.

La larve qui a pour formule segmentaire 11/5 + T me semble constituer une exception, car je n'en ai jamais récolté dans la nature, de plus, je n'ai jamais observé de tels individus dans les élevages que j'ai poursuivis au laboratoire. Je peux affirmer que ces larves correspondent à moins de 0,5 p. 1000 de l'ensemble des larves du stade III que j'ai pu examiner.

On peut donc considérer que les larves du stade III appartiennent aux formules 11/6 + T (62,06 %) et 11/7 + T (37, 77 %).

La prédominance de la formule 11/6 + T explique sa plus grande fréquence dans les échantillons récoltés dans la nature et montre qu'il était normal en 1952 que j'aie retenu la formule 18/7 pour définir le stade III.

L'examen de deux autres échantillons confirme d'ailleurs cette donnée.

Dans une première série, 76 larves du 2e stade sont passées au stade III en devenant des larves de formule 11/6 + T ou 11/7 + T :

11/6 + T : 45 larves soit 59,21 % ;
11/7 + T : 31 larves soit 40,79 %.

L'effectif total de cette série est nettement plus faible que dans le cas précédent ; mais d'un point de vue statistique la différence entre les pourcentages de larves à 11/6 + T et à 11/7 + T observés dans ce cas et dans l'échantillon précédemment étudié n'est pas significative.

Dans la deuxième série, l'échantillon a été constitué à partir d'une récolte globale effectuée dans un vieux tronc d'orme abattu. 196 larves appartenaient au stade III caractérisé par la présence de 2 rangées d'ocelles (2 R.O.). Toutes ces larves présentaient l'une de ces deux formules segmentaires :

11/6 + T : 134 larves soit 68,3 % ;
11/7 + T : 62 larves soit 31,7 %.

Cette série confirme de façon définitive que l'on doit considérer que la formule segmentaire la plus fréquente pour le stade III est 11/6 + T.

L'observation de deux formules segmentaires pour ce stade met en évidence l'instauration d'une certaine variabilité segmentaire dont on peut rechercher les causes. On pourrait admettre, que dans la nature, toutes les larves qui vivent dans un même milieu ne rencontrent pas exactement les mêmes conditions. C'est ainsi, que dans un

même tronc d'arbre, la richesse de la nourriture peut varier en fonction de l'humidité et de la température ambiantes, ce qui entraînerait une variabilité de la vitesse de croissance et de la formule segmentaire.

Cette explication ne me semble pas satisfaisante, parce que les larves en élevage sont toutes soumises aux mêmes conditions de température et d'humidité et disposent de la même nourriture. Il me semble donc que l'on devra rechercher des causes intrinsèques à cette variabilité segmentaire des jeunes larves. On remarque d'ailleurs qu'au stade III, cette variabilité ne porte que sur les segments apodes dont le développement sous-épidermique s'était effectué au stade précédent, à partir de plis segmentaires dont le nombre est prédéterminé par la segmentation de la chaîne nerveuse, dès le premier stade au cours duquel la larve est pratiquement soustraite aux variations des conditions externes.

On remarque d'autre part, que le nombre de segments apparaissant au stade III ne semble pas lié à la durée du stade précédent.

Enfin, sans en tirer de conclusions exhaustives, on retiendra que la répartition de la formule segmentaire semble être définie par les proportions : 2/3 de 11/6 + T, 1/3 de 11/7 + T.

Le passage au stade III s'accompagne donc de la formation de 6 ou 7 apodes dont la répartition est la même que celle fournie par la définition de la formule segmentaire, c'est-à-dire :

2/3 (62 à 68,3 %) du type 6 ;
1/3 (31,7 à 37,7 %) du type 7.

3°) Le stade IV ou stade à 3 rangées d'ocelles (3 R.O.).

A l'exception d'une larve à 16/6 + T provenant de l'exemplaire à 11/5 + T, toutes les larves à 3 R.O. proviennent des deux types précédents, c'est-à-dire de 11/6 + T et 11/7 + T.

a) Larves provenant de 11/6 + T.

Lors de leur passage au stade IV, ces larves prennent les formules segmentaires 17/6 + T ou 17/7 + T.

Sur les 368 larves à 11/6 + T, 127, soit 34,2 %, ont pour formule segmentaire 17/6 + T.

242, soit 65,8 %, appartiennent au type 17/7 + T.

Cette répartition montre une nette prédominance des larves à 7 apodes bien qu'elles proviennent toutes du type à 6 apodes du stade III.

b) Larves provenant de 11/7 + T.

Lors de leur passage au stade IV, ces larves prennent les formules segmentaires 18/6 + T ou 18/7 + T.

Sur les 224 larves à 11/7 + T, 43 soit 19,1 % sont du type 18/6 + T.

181 soit 80,9 % sont du type 18/7 + T.

La prédominance à l'acquisition de 7 apodes est encore plus marquée, puisque les 4/5 des larves du type 11/7 + T possèdent 7 apodes au stade IV.

Quelle que soit leur provenance, les larves du stade IV appartiennent à 4 formules segmentaires : 17/6 + T, 18/6 + T, 17/7 + T et 18/7 + T ; elles se répartissent cependant en 2 types seulement :

Larves à *6* apodes et
Larves à *7* apodes.

Par rapport aux 592 larves du stade III,

169, soit 28,6 %, ont *6* apodes ;
423, soit 71,4 %, ont *7* apodes.

Le stade IV correspond donc à une prédominance du type *7* apodes qui fait suite à la prédominance du type *6* apodes du stade III.

4°) **Le stade V ou stade à 4 rangées d'ocelles (4 R.O.).**

Par l'intermédiaire du stade III, les larves du stade V proviennent toutes, à l'exception de l'unique exemplaire en 11/5 + T, des types 11/6 + T et 11/7 + T.

a) *Sort des larves issues de 11/6 + T.*

Elles sont passées par 17/6 + T ou 17/7 + T au stade IV.

— Larves passées par 17/6 + T.

Sur les 126 larves à 17/6 + T du stade IV,

27 larves du stade V, c'est-à-dire 21,4 %, sont du type 23/6 + T et 99 larves, soit 78,5 %, sont du type 23/7 + T.

Cette répartition montre la prédominance de la formule 23/7 + T.

— Larves passées par 17/7 + T.

Sur les 242 larves à 17/7 + T du stade IV,

36 larves du stade V, soit 14,6 %, appartiennent au type 24/6 + T ;
193 larves, soit 79,7 %, appartiennent au type 24/7 + T.
13 larves, soit 5,3 %, appartiennent au type 24/8 + T.

Les larves issues de 11/6 + T (stade IV) ont donc au stade V, *6*, *7* ou *8* segments apodes dont la répartition est la suivante par rapport aux 368 larves à 11/6 + T.

36 larves à *6* segments apodes, soit 17,1 % ;
292 larves à *7* segments apodes, soit 79,3 % ;
13 larves à *8* segments apodes, soit 3,5 %.

On observe donc une nette prédominance des larves à 7 apodes et on remarque qu'elle est du même ordre de grandeur pour les larves passées par 17/6 + T (78,5 %) et pour les larves passées par 17/7 + T (79,7 %).

b) *Sort des larves issues de 11/7 + T.*

Elles sont passées par 18/6 + T ou 18/7 + T au stade IV.

— Larves passées par 18/6 + T.

Sur les 43 larves à 18/6 + T du stade IV,

35 larves du stade V, c'est-à-dire 81,3 % sont du type 24/7 + T.
8 larves, soit 18,6 % sont du type 24/8 + T.

Les valeurs obtenues présentent moins de garantie que les précédentes car elles se rapportent à un petit nombre de larves (43) ; on peut cependant penser que la prédominance du type 24/7 + T n'est pas due au seul hasard.

— Larves passées par 18/7 + T.

Sur les 181 larves à 18/7 + T du stade IV,

20 larves du stade V, soit 11 % sont du type 25/6 + T,
135 larves, soit 74,5 % sont du type 25/7 + T, et
26 larves, soit 14,3 % sont du type 25/8 + T.

Les larves issues de 11/7 + T (stade IV) ont donc au stade V, *6*, *7* ou *8* segments apodes dont la répartition est la suivante par rapport aux 224 larves à 11/7 + T dont elles sont issues :

20 larves à *6* segments apodes, soit 8,9 % ;
170 larves à *7* segments apodes, soit 75,8 % ;
34 larves à *8* segments apodes, soit 15,1 %.

On observe donc, comme pour les larves issues de 11/6 + T, une nette prédominance du type à 7 segments apodes. Les grandeurs obtenues dans cette répartition sont encore du même ordre en ce qui concerne cette prédominance : 81,3 % pour les larves passées par 18/6 + T et 74,5 % pour les larves passées par 18/7 + T.

c) *Récapitulation.*

Les larves de *Cylindroïulus silvarum* du stade V, c'est-à-dire à 4 rangées d'ocelles, peuvent présenter les formules segmentaires suivantes :

23/6 + T, 24/6 + T, 25/6 + T ; 23/7 + T, 24/7 + T, 25/7 + T ; 24/8 + T, 25/8 + T ;
sans compter la formule segmentaire 22/6 + T qui, par l'intermédiaire de 16/6 + T, est issue de 11/5 + T qui me semble tout à fait exceptionnelle.

On peut donc dénombrer pour ce stade, 8 formules segmentaires avec une prédominance de la formule 24/7 + T qui est plus fréquente que chacune des autres, mais ne l'emporte pas sur l'ensemble (228 larves à 24/7 + T contre 364 larves de formules diverses).

Tout en dénombrant 8 formules segmentaires, on constate que ces larves n'appartiennent qu'à trois types d'apodes ; c'est-à-dire aux types à *6*, *7* et *8* apodes dont la répartition générale est la suivante par rapport aux 592 larves normales en 6/5 + T.

83 larves à *6* apodes, soit 14,0 % ;
462 larves à *7* apodes, soit 78,0 % ;
47 larves à *8* apodes, soit 7,9 %.

Il apparaît donc, qu'au stade V, les trois-quarts des larves de *Cylindroïulus silvarum* ont 7 segments apodes.

5°) Le stade VI ou stade à 5 rangées d'ocelles (5 R.O.).

Les larves du stade V passent au stade VI, ou stade à 5 rangées d'ocelles (5 R.O.). J'ai constaté qu'au stade VI, la variabilité segmentaire s'accroît encore ; mais je n'ai pas fait la répartition selon la formule segmentaire, car le nombre de larves de chaque type appartenant au stade V est trop faible pour chaque catégorie. J'ai relevé les différentes formules segmentaires que j'ai observées.

La larve à 22/6+T	s'est	transformée	en larve	à 28/6+T.
23/6+T	»	»	»	29/6+T et à 29/7+T.
23/7+T	»	»	»	30/6+T, à 30/7+T et à 30/8+T.
24/6+T	»	»	»	30/6+T et à 30/7+T.
24/7+T	»	»	»	31/6+T, à 31/7+T et à 31/8+T.
24/8+T	»	»	»	32/6+T, à 32/7+T et à 32/8+T.
25/6+T	»	»	»	31/6+T, à 31/7+T et à 31/8+T.
25/7+T	»	»	»	32/6+T, à 32/7+T et à 32/8+T.
25/8+T	»	»	»	33/6+T, à 33/7+T et à 33/8+T.

Les larves du stade VI peuvent donc présenter 15 formules segmentaires différentes, le nombre de segments apodes étant *6*, *7* ou *8* avec une nette prédominance pour 7 segments apodes, car j'ai dénombré 412 larves à 7 apodes sur les 592 larves de l'effectif normal (la larve à 28/6 + T me semblant exceptionnelle), ce qui représente 69 % de l'échantillon.

6°) Conclusion.

A partir du stade III, la formule segmentaire des larves de *Cylindroïulus silvarum* présente une variabilité qui s'accroît avec la succession des différents stades, jusqu'à devenir considérable au stade VI qui est représenté par des larves qui peuvent présenter 15 formules segmentaires différentes.

Pour chaque stade on observe la nette prédominance d'une formule segmentaire donnée. Pour les stades IV, V et VI, on remarque que le nombre des larves qui ont tendance à comporter 7 segments apodes est compris entre 2/3 et 3/4 du nombre total des larves.

CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE.

Comme celui des autres Iulidés étudiés dans ce travail, le développement post-embryonnaire de *Cylindroïulus silvarum* est caractérisé par une série d'accroissements successifs du nombre des segments du corps. Chacun de ces accroissements correspond à un stade pendant lequel la formule segmentaire que j'ai établie indique le nombre de segments pédigères et le nombre de segments apodes, le telson prenant une place particulière.

A partir du stade III, la formule segmentaire devient variable, si bien qu'au stade VI, les larves de *Cylindroïulus silvarum* peuvent présenter 15 formules segmentaires différentes.

Pour les larves âgées, la formule segmentaire ne permet donc plus de définir le stade des *Cylindroïulus* récoltés dans la nature.

Pour *Cylindroïulus silvarum* l'étude de l'accroissement du champ ocellaire permet de définir chaque stade par le nombre de rangées d'ocelles.

Ce critère, applicable aussi à *Pachybolus ligulatus* et à *Tachypodoïulus niger*, permet la constitution de lots présentant une certaine homogénéité, indispensable dans la poursuite de recherches biologiques et physiologiques sur ces animaux.

DEUXIÈME PARTIE.

FORMATIONS TÉGUMENTAIRES ET PHÉNOMÈNE DE LA MUE CHEZ LES MYRIAPODES DIPLOPODES.

L'étude des formations tégumentaires constitue un chapitre essentiel de la biologie des Arthropodes.

Le tégument de ces animaux est constitué fondamentalement d'une couche épidermale sur laquelle repose une cuticule qu'elle sécrète. La cuticule est divisée en deux couches d'importance inégale et de nature chimique différente.

Chez les Insectes, V. B. Wigglesworth (1939) distingue une couche mince et externe, qu'il appelle épicuticule ; elle ne contient pas de chitine mais elle est limitée extérieurement par une zone fort mince de nature cireuse. La partie la plus épaisse du tégument est l'endocuticule caractérisée par la présence de chitine.

Pour les Crustacés, P. Drach (1939) adopte la nomenclature de V. B. Wigglesworth, mais distingue dans l'endocuticule deux zones composantes dont la formation est liée à la mue. Cet auteur distingue, extérieurement, la zone préexuviale ou primaire sécrétée avant l'exuviation ; et, intérieurement, la zone postexuviale ou secondaire qui se forme et s'épaissit après l'exuviation.

Chez les Crustacés, l'aspect le plus original de la formation et de l'épaississement de l'endocuticule est l'imprégnation de cette dernière par des sels minéraux représentés pour la plus grande partie par du carbonate de calcium. Or, l'on sait que le tégument des Myriapodes Diplopodes est lui aussi, fortement minéralisé ; on est ainsi amené à se demander si les processus de la formation des assises tégumentaires de ces derniers ne présente pas quelques analogies avec ceux décrits pour les Crustacés.

A l'image des travaux effectués sur ces derniers, dans cette deuxième partie, je réunis pour les Diplopodes, d'une part les résultats de mes observations sur la structure et la composition chimique du tégument, et d'autre part un certain nombre de renseignements se rapportant à la mue et aux modifications tégumentaires qui l'accompagnent.

Chapitre premier.

LES FORMATIONS TÉGUMENTAIRES EN PÉRIODE D'INTERMUE.

Les Diplopodes que l'on récolte dans la nature sont, à quelques exceptions près, des animaux en période d'intermue.

Un temps plus ou moins long, mais toujours important, s'écoule avant que les signes précurseurs de la mue apparaissent. On peut donc considérer que, chez la presque totalité des individus récoltés, le squelette tégumentaire, bien durci, se trouve en état de stabilité ; ce qui correspond à la période *C* des Crustacés Brachyoures.

Les renseignements que l'on possède sur la structure et la composition chimique des formations tégumentaires des Diplopodes se rapportent d'ailleurs à des animaux en période d'intermue.

E. Langner (1937) a publié un important mémoire sur la structure du tégument des Diplopodes. A partir d'observations minutieuses effectuées sur diverses coupes tégumentaires, cet auteur apporte de nombreux renseignements sur la stratification de la cuticule. E. Langner montre en particulier que le tégument des Diplopodes comprend, en dehors de l'assise épidermale, trois couches principales : l'épicuticule externe, l'exocuticule et l'endocuticule.

L'épicuticule est généralement mince ; elle ne contient pas de chitine et prend une réelle importance chez les Spirobolides, tandis que son épaisseur est très faible chez les Diplopodes européens.

L'exocuticule et l'endocuticule sont caractérisées par la présence de chitine ; ces deux dernières couches correspondent donc à l'endocuticule de V. B. Wigglesworth, l'exocuticule n'étant en fait que la partie la plus externe de l'endocuticule.

Dans l'endocuticule E. Langner distingue deux couches. Extérieurement, se trouve une assise laminée qui présente des fibrilles verticales ; elle correspond certainement à la couche préexuviale que P. Drach distingue chez les Crustacés. Au-dessous, reposant sur l'assise épidermale, une couche fortement stratifiée correspond à la couche post-exuviale de P. Drach.

Plus récemment, la nature de certains composants chimiques du tégument a été précisée par des méthodes histo-chimiques. C'est ainsi, que les données de J. L. Cloudsley-Thompson (1950) et de G. Blower (1950) apportent des renseignements complémentaires aux travaux antérieurs.

Tous ces auteurs remarquent l'aspect stratifié de la cuticule des Diplopodes ; ils soulignent d'autre part l'importance de la chitine parmi les substances fondamentales du tégument et y décèlent la présence de composés protidiques. J. L. Cloudsley-Thompson et G. Blower insistent sur le rôle que pourrait jouer une couche épicutilaire de

nature cireuse, mais ne peuvent pas démontrer son existence de façon définitive. J'ai donc, à mon tour, abordé ce problème en m'adressant aux espèces habituellement étudiées dans ce travail.

Si les données concernant la structure du tégument et la nature des substances qui le constituent sont relativement nombreuses, il n'en va pas de même de la composition chimique. Les seuls renseignements que l'on possède sur le degré de minéralisation du tégument des Diplopodes sont dus à M. Lafon (1943) qui a pu aborder ce problème en s'adressant à quelques espèces africaines.

En portant mon choix sur des espèces de notre région dont la taille est relativement grande (*Glomeris, Tachypodoïulus*) et sur deux espèces provenant d'Afrique Occidentale, j'ai à mon tour, étudié la composition chimique du tégument de ces animaux en période d'intermue.

A. — LE PROBLÈME DE LA NATURE CIREUSE DE LA COUCHE EXTERNE DU TÉGUMENT.

Chez les Insectes, on admet l'existence d'une couche cireuse, dont le rôle principal est de s'opposer à la déperdition d'eau en atmosphère sèche. Cette couche a été découverte par V. B. Wigglesworth qui a constaté qu'en frottant légèrement le tégument avec une poudre abrasive anhydre, on augmente la vitesse de déperdition de l'eau. On obtient le même résultat en élevant la température ambiante au-dessus d'une valeur critique, qui peut être définie pour chaque espèce et qui correspond au point de fusion de la couche cireuse.

Chez les Crustacés, différents auteurs ont recherché, par la suite, l'existence d'une couche ayant un rôle analogue. Elle n'a pas été retrouvée par M. Lafon pour les Décapodes Brachyoures, ni pour l'Isopode Oniscoïde *Ligia oceanica*. Par contre, en ce qui concerne les Isopodes franchement terrestres, si E. B. Edney aboutit aux mêmes conclusions, M. L. Auzou pense que *Porcellio scaber* possède peut-être une couche analogue à celle décrite par V. B. Wigglesworth chez les Insectes.

Chez les Myriapodes Diplopodes, cette couche semble faire défaut aussi bien chez *Paradesmus gracilis* étudié par J. L. Cloudsley-Thompson, que chez *Glomeris* étudié par E. B. Edney. Les méthodes histo-chimiques n'ont pas permis, d'autre part, d'affirmer qu'une couche cireuse existe chez ces animaux.

J'ai abordé ce problème en utilisant deux Myriapodes Diplopodes communs : *Cylindroïulus silvarum* et *Tachypodoïulus niger* ; pour comparaison, j'ai effectué quelques observations sur *Glomeris marginata* et enfin, j'ai repris ces observations sur l'espèce africaine : *Pachybolus ligulatus*.

J'ai utilisé les mêmes méthodes que mes devanciers. On mesure d'une part la vitesse de déperdition en eau, en atmosphère sèche, à des températures échelonnées, pour la recherche d'un point critique correspondant à une brusque accélération de la vitesse de déperdition.

D'autre part, on compare les pertes d'eau à une même température, par des animaux normaux pris comme témoins et par d'autres, dont le tégument est abrasé par l'alumine anhydre. Si dans le deuxième cas, la perte d'eau est nettement plus importante que dans le premier, on en conclut que l'abrasion a éliminé une couche externe qui limite dans les conditions normales les pertes d'eau par voie intra-tégumentaire.

1) Déperdition en atmosphère sèche à des températures échelonnées.

Schéma expérimental :

Les animaux sont placés dans des exsiccateurs dont le fond est recouvert d'une couche d'anhydride phosphorique qui suffit pour dessécher complètement l'atmosphère intérieure de ces récipients. Ces derniers sont placés dans des enceintes à température constante (cave à 4 - 5°C. ; étuves diverses à des températures échelonnées à 10°C., 20°C., 30°C., 50°C.), à 1°C. près.

J'ai utilisé pour cette expérience les espèces suivantes :

C. silvarum, T. niger, G. marginata, P. ligulatus. Selon la taille des individus, les lots placés dans chaque exsiccateur varient en nombre. Chacun de ceux-ci comprenait 5 exemplaires de *C. silvarum ;* 3 *T. niger* ou *G. marginata ;* ou 1 *P. ligulatus.*

Chaque lot est pesé au mg près avant d'être placé dans les conditions expérimentales ; la perte d'eau est suivie en effectuant une série de pesées, tout d'abord au bout de 6 heures, puis toutes les 12 heures jusqu'à la fin des observations que j'ai arrêtées au bout de 60 heures.

L'amaigrissement étant négligeable pendant un temps si court, la perte de poids de chaque lot correspond à la perte d'eau.

Résultats.

Les résultats obtenus sont traduits par les graphiques des figures I et II (bien que la vitesse de déperdition de *T. niger* soit légèrement plus grande que celle de *C. silvarum,* les courbes obtenues pour ces deux espèces ont des tracés si semblables que je n'ai rapporté que celle concernant cette deuxième espèce).

Certains animaux meurent en cours d'expérience ; or, il n'existe pas, à ma connaissance, de critère permettant de déterminer avec précision le moment de la mort d'un animal ; pour ces Diplopodes, j'ai considéré qu'il correspond à un état d'immobilité totale, les sujets ne présentant aucune réaction aux excitations tactiles.

L'observation de ces animaux en cours d'expérience montre qu'aucun de ceux-ci ne meurt pendant la première demi-heure aux températures inférieures à 30°C. Au-dessous de cette température, la mort survient au bout d'une durée plus ou moins longue, mais qui correspond à peu près avec le moment où 30 à 35 % de l'eau préexistante est perdue par les animaux.

Quand on élève la température au-dessus de 30°C, on constate que les représentants des trois espèces européennes, *C. silvarum, T. niger, G. marginata,* sont tués très rapidement par la chaleur ; il existe pour ces trois espèces une température léthale qui est comprise entre 30 et 40°C. Comparativement, *Pachybolus ligulatus* qui vit habituellement en

Afrique Occidentale, résiste bien à la température de 40°C. et il faut atteindre la température de 50°C. pour dépasser la température léthale qui est donc comprise pour cette dernière espèce entre 40 et 50°C.

Aux températures léthales, la mort semble indépendante de la dessiccation ; *C. silvarum* et *T. niger* meurent avant même d'avoir perdu 15 % de leur eau initiale.

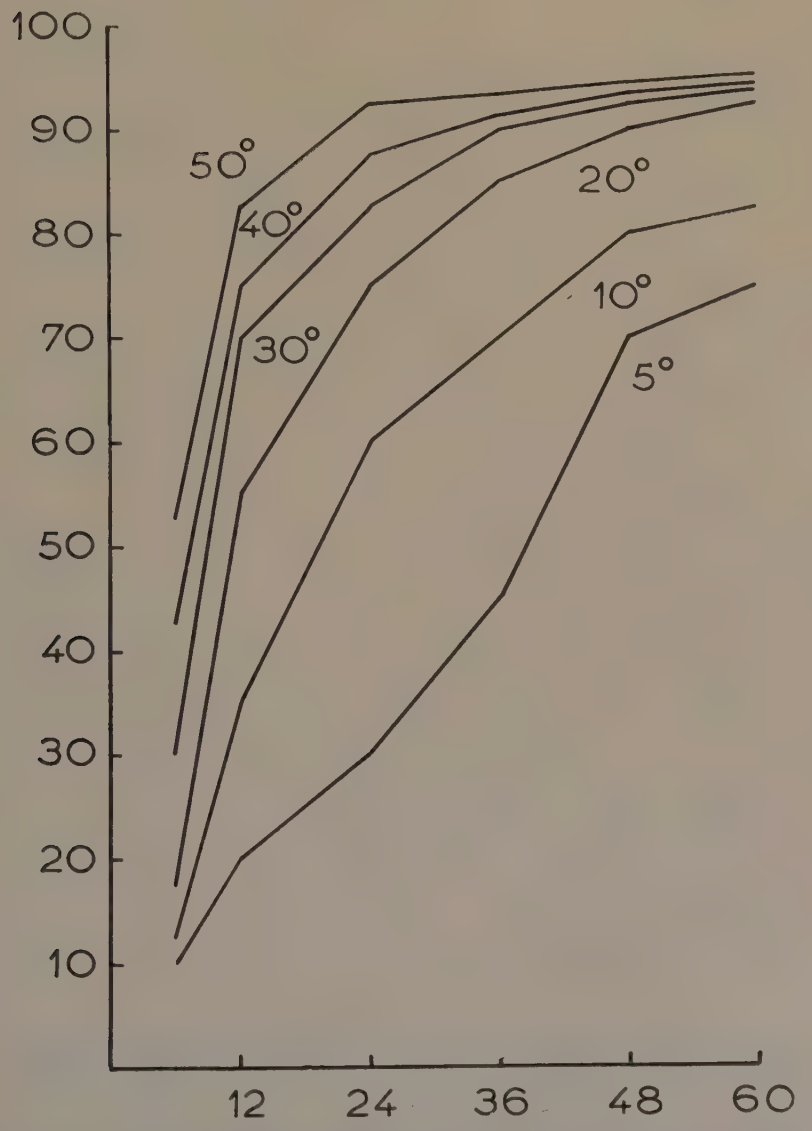

Fig. I. — Courbes de déperdition de l'eau par *C. silvarum*, dans des atmosphères à 0 % d'humidité relative et à des températures échelonnées. En abscisses : les temps, en ordonnées : les pertes d'eau en % du poids initial.

Pour les Insectes, V. B. Wigglesworth et E. B. Edney ont construit des courbes de vitesse de déperdition de l'eau en fonction de la température. Ces auteurs déterminent la quantité d'eau perdue pendant un temps donné pour chacune des températures échelonnées auxquelles ces animaux ont été soumis. L'existence d'un point critique correspon-

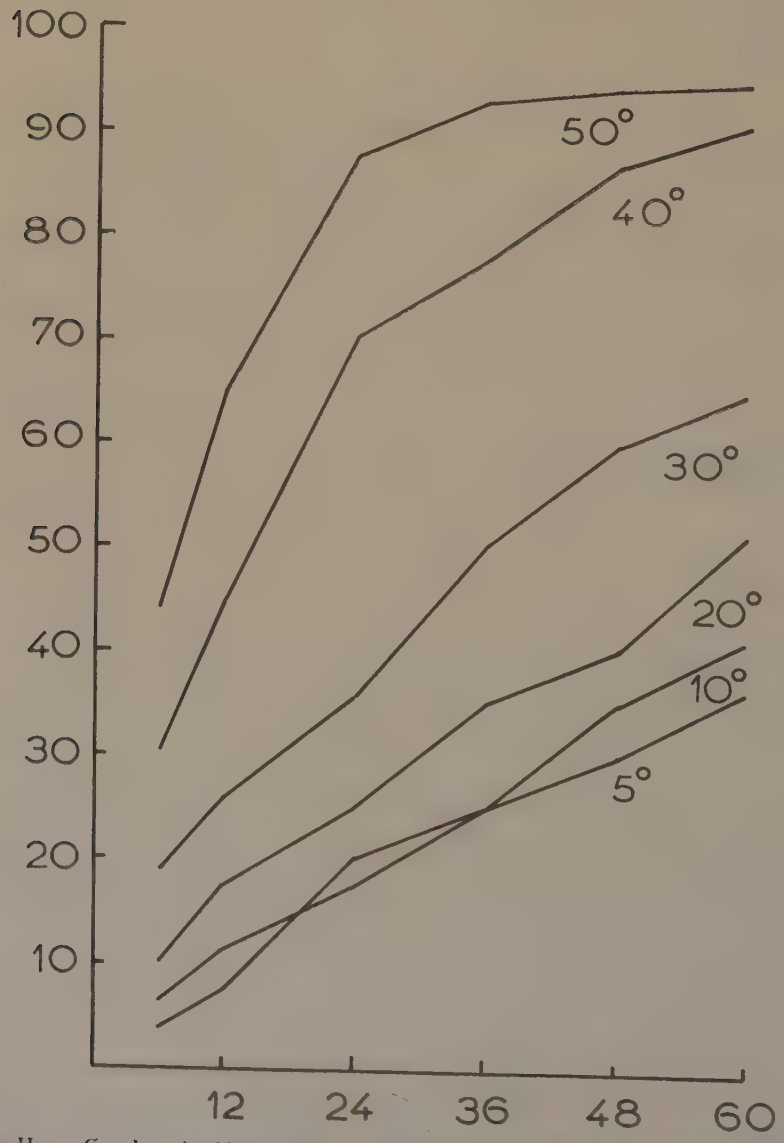

Fig. II. Courbes de déperdition de l'eau par *P. ligulatus*, dans des atmosphères à 0 % d'humidité relative et à des températures échelonnées. En abscisses : les temps, en ordonnées : les pertes d'eau en % du poids initial.

dant à la fusion d'une couche cireuse imperméable se manifeste sur ces courbes par un brusque changement de pente. Ce phénomène a été observé chez divers Insectes.

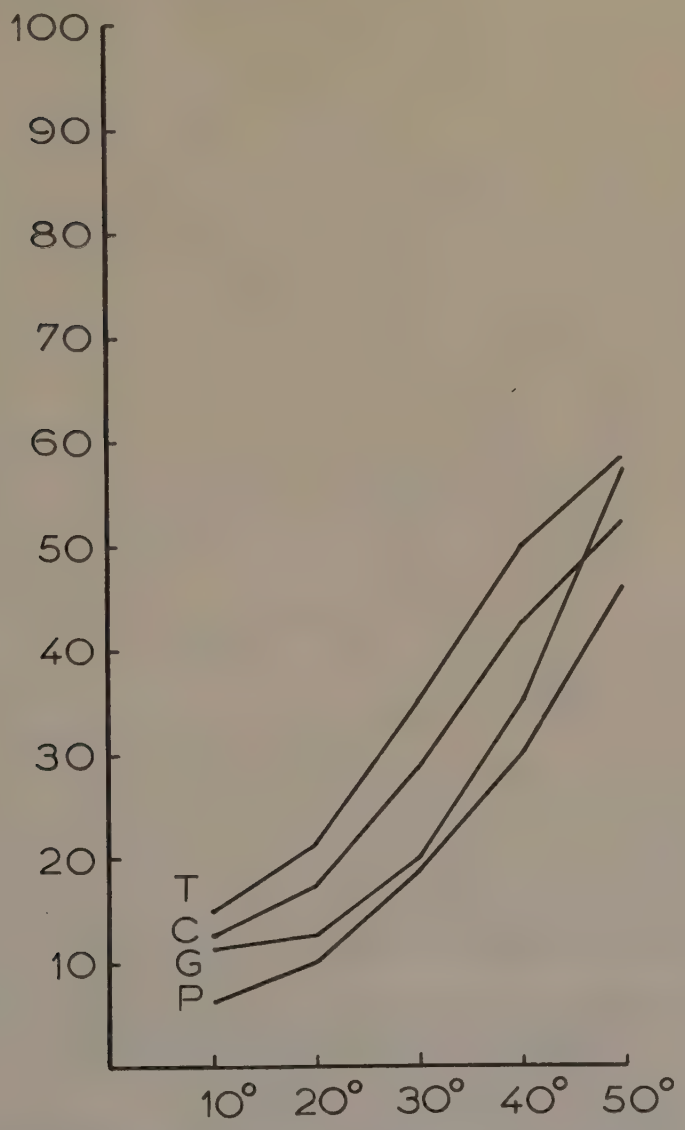

Fig. III. — Courbes des vitesses de déperdition de l'eau en fonction de la température, pendant 6 heures. En abscisses : les températures, en ordonnées : la quantité d'eau perdue en pourcentage de l'eau initiale.

P : *Pachybolus ligulatus*,
G : *Glomeris marginata*,
C : *Cylindroïulus silvarum*,
T : *Tachypodoïulus niger*.

Pour les Diplopodes, j'ai construit de telles courbes en utilisant les 4 espèces *G. marginata, C. silvarum, T. niger* et *P. ligulatus*. Pour chacune d'elles, j'ai déterminé la quantité d'eau perdue au bout des 6 premières heures de l'expérience et j'ai porté en ordonnée les valeurs correspondant à chacune des températures qui sont portées en abscisse. J'ai construit de cette façon le graphique de la figure III.

Les courbes sont normalement étagées de bas en haut, montrant que *P. ligulatus* est le mieux adapté à la vie terrestre et à une température élevée, tandis que *T. niger* perd son eau beaucoup plus rapidement. Si on suit la courbe de *G. marginata,* on constate qu'elle recoupe celle de *C. silvarum* vers 40°C. ; je ne peux expliquer ce phénomène qu'en considérant que la volvation totale de *G. marginata* aux basses températures lui permet de diminuer la déperdition de l'eau, tandis qu'à partir de 40°C., l'animal meurt rapidement en position volvationnelle imparfaite, ce qui augmente sans aucun doute la déperdition par les surfaces sternales.

L'examen des courbes des vitesses de déperdition pendant les 6 premières heures ne montre pas de point critique correspondant au point de fusion d'une couche cireuse.

Cependant, *P. ligulatus* semble perdre son eau plus vite à partir de 40°C. ; il est possible d'interpréter cette perte d'eau sans pour autant admettre l'existence d'une telle couche cireuse.

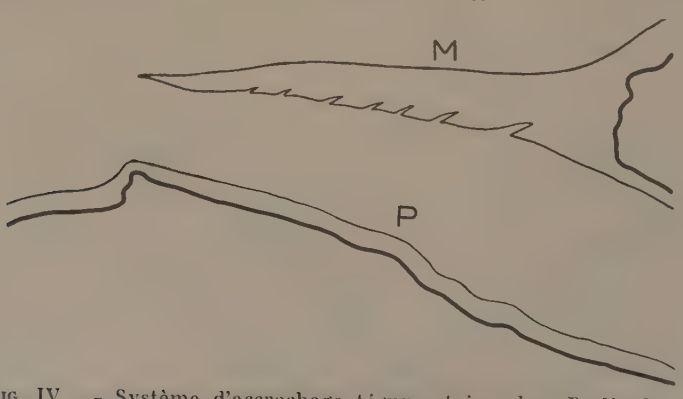

Fig. IV. – Système d'accrochage tégumentaire chez *P. ligulatus*.
M : extrémité postérieure recouvrante.
P : partie recouverte du prozonite du segment suivant.

Pachybolus ligulatus présente, en effet, une structure particulière du bord postérieur de chaque segment qui permet peut-être d'expliquer le changement de pente des courbes, à partir de 40°C., c'est-à-dire au voisinage des températures léthales.

J'ai montré cette structure sur la figure IV. Elle consiste en une sorte de système d'accrochage de la partie distale des segments sur le prozonite des segments recouverts. Ce système d'accrochage correspond à une denticulation de la partie libre de l'épicuticule qui est souple à ce niveau. Les animaux vivants, par le jeu d'un tonus musculaire, provoquent une forte adhérence du bord distal du segment sur

le segment sous-jacent, ce qui entraîne l'obturation de l'espace formé entre les deux segments et dans lequel se trouve toujours une certaine quantité d'eau. Aux températures élevées, la rigidité de l'ensemble tégumentaire disparaît, si bien que l'accrochage ne s'effectue plus et que l'obturation devient très imparfaite sinon inexistante, ce qui entraîne l'augmentation de la vitesse de déperdition.

La partie distale de chaque segment demeure bien visible sur des coupes histologiques ayant séjourné dans des solvants de la cire ; elle n'a évidemment pas, chez ces Diplopodes, une nature cireuse et peut cependant jouer un rôle dans la retenue de l'eau.

Les courbes de vitesses de déperdition de l'eau en fonction de la température, obtenues pour *C. silvarum*, *T. niger* et *G. marginata* diffèrent de celles construites par M. L. Auzou pour *Porcellio scaber* et *Oniscus asellus* qui ont pourtant un habitat analogue. En effet, aux températures comprises entre 30 et 40°C., sur les courbes construites pour les premiers, on ne remarque pas un brusque changement de pente correspondant à une augmentation de la vitesse de déperdition, comme on le constate pour les courbes de ces Isopodes Oniscoïdes.

Il semble donc que la couche la plus externe du tégument des Diplopodes ne subit pas de modifications importantes sous l'effet d'une forte élévation de la température ambiante, comme cela se passe chez les Insectes et chez certains Isopodes Oniscoïdes. Il est probable que le tégument des Diplopodes n'est pas limité extérieurement par une couche de nature cireuse.

2) Expériences d'abrasion.

Ces expériences ont été effectuées sur *C. silvarum*, *T. niger* et *P. ligulatus*.

Schéma expérimental.

Il faut tout d'abord frotter le tégument avec de l'alumine anhydre ; cette opération ne présente aucune difficulté en ce qui concerne *P. ligulatus*. C'est une espèce de grande taille et on peut très facilement user la couche externe du tégument ; on termine cette légère usure en laissant l'animal marcher pendant une quinzaine de minutes dans de l'alumine anhydre répandue sur une surface plane. En ce qui concerne *C. silvarum* et *T. niger*, il en va tout autrement, ce sont des espèces de petite taille qui s'enroulent en spirale au moindre éveil ; aussi l'abrasion ne peut être que tout à fait imparfaite même lorsqu'elle est complétée par une stabulation libre d'une vingtaine de minutes dans l'alumine anhydre.

Après cette opération, les animaux sont maintenus en atmosphère sèche, obtenue par l'anhydride phosphorique, et placés dans une étuve à 20°C. pendant 30 heures. La perte de poids, en pourcentage du poids d'eau initiale calculée sur des témoins, est déterminée sur des animaux ayant subi l'abrasion et sur des animaux témoins.

Résultats.

Ces résultats sont consignés dans le tableau 4.

Ces résultats montrent que si l'abrasion a été efficace, *Tachypodoïulus niger* et *Cylindroïulus silvarum* ne possèdent pas de couche externe ralentissant la vitesse de déperdition de l'eau ; ces résultats concordent avec ceux de l'expérience précédente.

En ce qui concerne *P. ligulatus,* on constate que les individus ayant subi l'abrasion perdent leur eau plus vite que les témoins ; il existe donc chez cette dernière espèce une couche tégumentaire externe qui joue un rôle antidéperditeur.

TABLEAU IV.

Perte d'eau après trente heures, par rapport à l'eau initiale, en atmosphère sèche, à 20°C. pour des Diplopodes à tégument abrasé et pour des témoins.

Espèces étudiées	Perte d'eau des témoins en % de l'eau initiale	Perte d'eau des individus abrasés en % de l'eau initiale	Différences
Cylindroïulus silvarum.	80,4	82,5	2,1
Tachypodoïulus niger..	88,7	94,1	5,4
Pachybolus ligulatus...	45,8	64,5	18,7

3) Conclusion.

La structure de la partie externe du tégument des Diplopodes est certainement liée au mode de vie de ces animaux.

Les espèces qui ne subissent pas de grands écarts de température ne présentent pas de système antidéperditeur, tandis qu'une espèce comme *P. ligulatus,* en provenance d'Afrique Occidentale, a un tégument dont la couche externe ou épicuticule, s'oppose à la sortie de l'eau. Contrairement à ce qu'on observe dans d'autres groupes (Insectes par exemple) cette couche externe n'est pas de nature cireuse.

B. — LA COMPOSITION CHIMIQUE DU TÉGUMENT EN INTERMUE.

Résumé des techniques d'études.

Taux de minéralisation. — Le tégument est séché à l'étuve à 105°C. jusqu'à poids constant. On le place ensuite dans une solution d'acide trichloracétique à 10 % et à froid qui dissout les sels minéraux et conserve la matière organique. Le résidu qui correspond à cette dernière est lavé soigneusement à l'eau distillée, séché à 105°C. et pesé. La différence entre les deux poids correspond à la quantité de sels minéraux détruits par l'action de l'acide.

Cendres fixes. — Le tégument sec est calciné au four à moufle à une température finale de 900°C. et jusqu'à poids constant.

Calcium. — Il est dosé à partir des centres fixes reprises par l'acide chlorhydrique. Les chlorures, après évaporation, sont repris par l'eau acétifiée et, par l'action de l'oxalate d'ammonium, on obtient un précipité d'oxalate de calcium que l'on dose par manganimétrie.

Phosphates de magnésium. — Les phosphates calculés en anhydride phosphorique $P_2 O_5$ et le magnésium sont précipités sous forme de pyro-phosphates-magnésiens et dosés par gravimétrie.

La chitine. — Le tégument est traité par la potasse à 10 % au bain-marie (100°C.), jusqu'à l'obtention d'un résidu incolore de poids constant. Ce résidu

constitué par la chitine subit un lavage à l'acide chlorhydrique à 1 %, deux lavages à l'eau distillée, il est desséché à 105°C. et pesé.

L'azote total. — Il est dosé selon la méthode classique de PARNASS et WAGNER.

1) Le taux de minéralisation.

Comme celui des Crustacés, le tégument des Myriapodes Diplopodes est imprégné de sels minéraux qui lui confèrent une dureté plus ou moins grande selon les espèces.

J'indique dans le tableau 5, le taux de minéralisation du tégument de quelques Diplopodes que j'ai étudiés et de quelques autres dont le taux de minéralisation a été déterminé par M. LAFON (1943).

TABLEAU V.

Taux de minéralisation du tégument de divers Diplopodes.

Espèces étudiées	Auteurs	Cendres fixes en % du tégument sec	Matière organique insol. dans l'acide trichloracétique à 10 % (en % du tégument sec)	Sels minéraux calculés par différence entre le tégument sec et la M. O. (en % du tégument sec)
Pachybolus sp.....	M. LAFON	42,2	26,4	73,6
Pachybolus ligulatus	Y. SAUDRAY	41,6	28	72
Ophistreptus digitulatus.....	M. LAFON	40,3	22,5	77,5
O. digitulatus.....	Y. SAUDRAY	42	22	78
Oxydesmus sp. (granulosus ?).....	M. LAFON	43	22,6	77,4
Polydesmus complanatus.....	Y. SAUDRAY	37,4	28,3	71,7
Glomeris marginata.	Y. SAUDRAY	41,6	25,2	74,8
Tachypodoïulus niger.....	Y. SAUDRAY	49,5	28	72,5
Cylindroïulus silvarum (1).....	Y. SAUDRAY	—	25,2	74,8

(1) Teneur non déterminée.

2) Composition des sels minéraux.

Dans les téguments fortement minéralisés, les sels minéraux sont représentés essentiellement par des sels de calcium ; c'est le cas du tégument des Diplopodes dont la minéralisation est due, pour la plus grande part, au carbonate de calcium et, à un degré moindre, à des phosphates.

Le tableau suivant (tableau 6) met en évidence, pour quelques Diplopodes, la teneur en calcium et en phosphates exprimés en anhydride phosphorique, du tégument sec in toto et des sels minéraux qui imprègnent ce tégument.

Ce tableau ne montre pas la présence de Magnésium dans les assises tégumentaires étudiées ; cependant, la formation d'un précipité de phosphate ammoniaco-magnésien montre que le magnésium

TABLEAU VI.

Teneur en calcium et en phosphates exprimés en P^2O^5 de diverses espèces de Myriapodes Diplopodes.

Espèces étudiées	En % du tégument sec		En % des sels minéraux (par calcul)		
	Calcium	P_2O_5	Calcium	(Ca O)	P_2O_5
P. ligulatus	24	5,5	33,3	46,2	7,6
O. digitulatus.....	23	6,5	29,4	41,1	8,3
G. marginata.....	23,4	5,8	31,1	43,5	7,7
P. complanatus.....	27,6	6,6	38,4	53,7	9,2
T. niger.....	28,8	6,1	39,4	55,1	8,4
C. silvarum.....	25,4	5,9	33,9	47,4	7,8

existe toujours en petite quantité avec le calcium. Je n'ai pas pu me procurer suffisamment de tégument de chacune des espèces mentionnées dans le tableau afin de déterminer pour chacune d'elles la teneur en magnésium. Les espèces de grande taille, comme *P. ligulatus* et *O. digitulatus,* m'ont permis de donner une indication sur cette teneur ; dans les sels minéraux de *P. ligulatus* j'ai relevé une teneur de 1,9 % de Magnésium, dans ceux d'*O. digitulatus* 2,3 %, ce qui indique que les sels minéraux du tégument des Diplopodes contiennent dix fois moins de Magnésium que de calcium. Ces sels minéraux constituent un calcaire à forte prédominance de sels de calcium, carbonate en grande partie.

L'examen optique en lumière polarisée, montre que le calcaire est à l'état amorphe chez toutes les espèces étudiées. D'après M. Prenant (1927), l'état amorphe du calcaire tégumentaire semble lié au rapport phosphates/carbonates du tégument. Cet auteur a montré que chaque fois que la teneur en phosphates, exprimés en P_2O_5, était supérieure au 1/10 de la teneur en CaO, le calcaire tégumentaire des Crustacés était amorphe. Pour chacun des Diplopodes étudiés, j'ai indiqué, après calcul, la teneur en CaO ; pour chacune de ces espèces dont le calcaire tégumentaire est amorphe, la teneur en P_2O_5 dépasse notablement le 1/10 de la teneur en CaO. M. Prenant a précisé que le rapport P_2O_5/CO_2 est généralement supérieur à 0,105 quand le calcaire est amorphe. N'ayant pu calculer ce rapport avec précision, j'ai essayé de déterminer sa valeur minimum pour chacune de ces espèces ; en supposant que tout l'anhydride phosphorique est mobilisé sous forme de phosphate tricalcique, il résulte que la valeur relative au dénominateur CO_2 est fausse par excès, si bien que le rapport calculé de cette façon est évidemment inférieur à sa vraie valeur. Ces valeurs minimales sont les suivantes :

P. ligulatus 0,21 ; *O. digitulatus* 0,31 ; *G. marginata* 0,25 ; *P. complanatus* 0,26 ; *T. niger* 0,22 ; *C. silvarum* 0,24.

Pour chacune de ces espèces le rapport est supérieur à 0,105, ce qui apparente le tégument de ces Arthropodes à celui des Crustacés.

3) Le calcium.

Le calcium représente de 20 à 28 % du tégument sec chez les Diplopodes en période d'intermue. Les assises tégumentaires mobilisent la quasi-totalité du calcium de l'organisme de ces animaux ; c'est ainsi que j'ai calculé que pour *Tachypodoïulus niger* le calcium tégumentaire représente de 90 à 92 % du calcium total. Le calcium extra-tégumentaire est essentiellement celui des aliments (bois) contenus dans le tube digestif.

Franchement terrestres, les Diplopodes ne peuvent prélever leur calcium que dans leur nourriture.

En utilisant *T. niger*, j'ai tenté de donner une idée de l'importance de l'utilisation digestive du calcium d'origine alimentaire.

Schéma expérimental.

On constitue 3 lots de chacun 4 exemplaires adultes de *T. niger* en intermue. Chaque lot est pesé et la teneur en substance est calculée à partir de témoins provenant de la même récolte. On donne comme nourriture, pour chaque lot, un fragment de liber de pommier altéré dont on connait le poids et la teneur en eau. Les animaux peuvent se nourrir pendant 20 jours, au bout desquels le bois restant non consommé, les excréta et les animaux sont pesés à l'état frais et après dessiccation à l'étuve à 105°C. Le calcium est ensuite dosé sur chacune de ces fractions.

RÉSULTATS.

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau 7.

TABLEAU VII.
Utilisation du calcium d'origine alimentaire par le Diplopode *Tachypodoïulus niger*.

Fractions étudiées	Lot 1	Lot 2	Lot 3
Poids de la substance sèche de chaque lot (en mg)	202	202	150
Poids du bois sec ingéré (en mg)	224	227	143
Teneur en calcium du bois (en p. 100).	6,4	6,6	6,4
Calcium ingéré (en mg)	14	15	9
Poids des excréta secs (en mg)	125	134	91
Calcium rejeté (en mg) ou calcium des excréta	10	10,5	7
Teneur en calcium des excréta (en p. 100)	8	7,8	7,8
Calcium retenu (en mg)	4	4,5	2
Rétention calcique exprimée en calcium retenu par rapport au calcium ingéré en p. 100	28,5 %	33,5 %	22 %
Calcium de chaque lot en mg calculé à partir du calcium final	31	30,5	23
Rétention calcique en 30 jours par rapport au calcium préexistant	12,9 %	14,7 %	8,8 %

Le bois mort, contenant environ 6 % de calcium, constitue pour *T. niger* une importante source de calcium ; il en est de même pour tous les Diplopodes xylophages tels que *Cylindroïulus silvarum* et *Polydesmus complanatus* et pour *Glomeris marginata* qui consomme moins souvent le bois que les feuilles mortes.

T. niger peut assimiler de 22 à 33 % du calcium du bois. Cette rétention calcique, déjà importante, est cependant plus faible que celle observée par M. L. Auzou sur un Crustacé xylophage, l'Isopode Oniscoïde *Porcellio scaber* qui retient un peu plus de la moitié du calcium contenu dans le bois consommé. Par rapport à l'ensemble du calcium préexistant, *P. scaber* en fixe en 30 jours plus de 30 %, ce qui fait dire à M. L. Auzou que cette dernière espèce peut largement, pendant une intermue de deux ou trois mois, reconstituer, par l'intermédiaire des apports alimentaires, les assises calcifiées du tégument rejetées à la mue précédente et les réserves calciques nécessaires pour la mue suivante. Ce n'est pas le cas de *T. niger* adulte qui fixe en trente jours une quantité de calcium correspondant au dixième de son calcium total. Cela signifie que la durée de la période d'intermue devrait être plus longue et atteindre près d'une dizaine de mois, à moins que la rétention calcique soit plus importante à l'approche de la mue ou aussitôt après, ou encore que le rejet de l'exuvie n'entraîne pas l'élimination de tout le calcium dont une partie pourrait rester sous forme de réserves mobiles ; ce dernier aspect sera abordé dans le chapitre suivant. Sans en tirer de conclusions exhaustives, il est remarquable que les individus adultes de *T. niger* récoltés en période de reproduction, au mois d'Avril, ne muent pas avant le mois de Novembre ; c'est-à-dire qu'ils présentent une intermue dont la durée, d'au moins 7 mois, est nettement supérieure à celle de *P. scaber* dont le coefficient de rétention calcique est beaucoup plus élevé. Ces considérations montrent qu'il y aura intérêt pour une même espèce, quand on pourra se procurer suffisamment d'individus, à comparer les coefficients de rétention calcique de larves présentant une courte période d'intermue et de sujets plus âgés pour lesquels la période d'intermue est beaucoup plus longue.

4) La matière organique du tégument.

En se reportant au tableau 5, on constate que la matière organique du tégument, correspondant à la fraction insoluble dans l'acide trichloracétique à 10 %, représente de 22 à 28 % du tégument sec ; le rapport matières organiques/sels minéraux varie donc de 0,28 à 0,36.

L'étude de la composition chimique de la matière organique ne peut être entreprise que sur des espèces de grande taille (*P. ligulatus* et *O. digitulatus* par exemple) ou suffisamment communes (*G. marginata* et *T. niger*) pour fournir un matériel d'analyse abondant.

Je donne, après M. Lafon (1943), dans le tableau 8, quelques indications sur la composition de la matière organique globale du tégument de ces dernières espèces ; j'y ai ajouté les renseignements

fournis par cet auteur et le résultat d'une analyse concernant *Polydesmus complanatus*, espèce que j'ai pu récolter une fois en quantité suffisante.

TABLEAU VIII.

Composition de la matière organique (M.O.) du tégument de quelques Myriapodes Diplopodes.

Espèces étudiées	Auteurs	Azote total en % de la matière organique	Chitine en % de la matière organique	Azote de la chitine en % de la M. O.
Pachybolus ligulatus	M. Lafon	7,56	76,8	
Pachybolus ligulatus	Y. Saudray	7,8	75,4	5,1
Ophistreptus sp.	M. Lafon	8,32	68,1	
Ophistreptus digitulatus	Y. Saudray	8,2	69,2	4,4
Oxydesmus	M. Lafon	7,8	76,6	
Polydesmus complanatus	Y. Saudray	11,4	64	4,3
Glomeris marginata	Y. Saudray	8,5	75,1	4,9
Tachypodoïulus niger	Y. Saudray	8,8	74,7	4,9

Si on excepte *Polydesmus complanatus*, dont le tégument présentant de nombreuses aspérités est difficile à débarrasser complètement de certaines attaches musculaires, ce qui entraîne avec la matière organique tégumentaire un peu de protéine qui élève d'autant le taux d'azote total, toutes ces espèces ont un tégument dont la teneur en azote total est faible. Corrélativement, la chitine est abondante, puisque la chitinisation peut atteindre 76 % de la matière organique, ce qui range le tégument des Diplopodes avec les téguments fortement calcifiés comme ceux des Crustacés.

La chitine mobilise la plus grande partie de l'azote total de la matière organique ; cependant, une faible part se trouve dans les protides associés à la chitine.

A. R. Trim (1941) a montré que l'on peut distinguer dans les téguments d'Arthropodes, deux protides dont il a précisé les caractéristiques.

Le premier, désigné sous le nom d'arthropodine, partiellement soluble dans l'eau distillée à 0°C., peut être extrait complètement par l'eau bouillante.

Le deuxième est insoluble dans l'eau, et s'obtient en traitant pendant 5 heures, à 50°C. par la soude à 5 %, le résidu insoluble de la première extraction.

Chez les Crustacés, M. Lafon (1948) a mis en évidence que l'aptitude du tégument à la calcification s'accompagne d'une teneur élevée en chitine (nous venons de constater ce phénomène pour divers Myriapodes Diplopodes) et d'une prépondérance constante du protide insoluble sur l'arthropodine.

Il ne m'a pas été possible de rechercher ces deux protides sur tous les Diplopodes mentionnés dans le tableau 8. Pour tenter de déterminer les parts respectives de ces deux protides dans la matière organique globale d'un Diplopode, j'ai utilisé *P. ligulatus* dont les représentants ont une taille particulièrement grande.

Méthode de dosage.

(Selon A. R. Trim reprise et critiquée par M. Lafon).

Le tégument est déminéralisé par un séjour de 24 heures dans l'acide chlorhydrique à 2 % ; on filtre et on lave rapidement pour éliminer la solution chlorhydrique.

La matière organique est ensuite traitée pendant 36 heures, à 55°C., par une solution tampon, à pH 9,2 préparée extemporanément (solution de borax à 19 g par litre : 5 parties, eau distillée : 5 parties, alcool à 95° : 4 parties, éther : 1 partie). Dans ces conditions, comme l'a vérifié M. Lafon, l'extraction de l'arthropodine est complète. L'extrait alcoolo-boraté est recueilli par filtration.

Le résidu est soumis à une nouvelle extraction par la soude à 5 %, d'abord pendant 5 heures à 55°C., puis pendant 1 heure à 100°C. L'extrait sodique est recueilli par centrifugation, le résidu final étant constitué de chitine.

Pour terminer, on dose l'azote selon la méthode habituelle par micro-kjeldahl, de l'extrait alcoolo-boraté, de l'extrait sodique et du résidu final qui correspond à la chitine.

Résultats.

Les résultats obtenus concernent exclusivement le tégument de *P. ligulatus* ; ils se rapportent à l'analyse de trois lots de matière organique et sont consignés dans le tableau 9.

TABLEAU IX.

Répartition de l'azote de l'arthropodine et du protide insoluble dans l'eau, dans la matière organique du tégument de *Pachybolus ligulatus*.

Fractions étudiées	Lot 1	Lot 2	Lot 3
Matière organique à analyser (en mg).	265	280	257
Azote de l'arthropodine (en mg)	5	5,4	4,8
Azote du protide insoluble (en mg)...	9,8	10	9,8
Azote de la chitine (en mg).....	12,6	13,1	11,9
Azote de l'arthropodine	0,51	0,54	0,49
Azote du 2e protide			
Azote des 2 protides	1,17	1,17	1,22
Azote de la chitine			

On sait que les deux protides ont une teneur en azote du même ordre, voisine de 15 %, on peut donc calculer les poids respectifs de chaque protide à partir de la détermination de la quantité d'azote qui se rapporte à chacun d'eux. Ce calcul permet d'indiquer que l'arthropodine représente environ 12,5 % de la matière organique et le deuxième protide environ 15,6 %, les protides totaux constituent 28,1 % de la matière organique qui contient donc 71,9 % de chitine.

Si l'on compare ces grandeurs avec celles que M. Lafon a définies pour divers téguments, il apparaît que le tégument fortement calcifié de *P. ligulatus* s'intègre parfaitement dans la série des téguments calcifiables des Crustacés (couches calcifiées du bouclier de *Homarus* : arthropodine 14,7 %, protide insoluble 15,3 %, chitine 70 %).

C. — CONCLUSION.

Le tégument des Myriapodes Diplopodes a une structure comparable à celle des assises tégumentaires des Crustacés.

L'étude de la vitesse de déperdition de l'eau, en atmosphère sèche, à des températures échelonnées, montre que la couche externe du tégument des Diplopodes n'est pas de nature cireuse. Cependant, cette couche épicuticulaire qui prend une extension importante dans la partie postérieure des segments de certaines espèces africaines peut tout de même jouer un rôle antidéperditeur de l'eau de l'organisme de ces animaux.

Fortement minéralisé, le tégument des Diplopodes contient principalement des sels de calcium (environ 75 % du tégument sec) dont l'origine est strictement alimentaire. Comme pour la plupart des téguments calcifiés, la chitine représente la plus grande partie de la matière organique (de 70 à 72 %). Cette dernière contient en outre deux protides ; le premier, nommé arthropodine et soluble dans l'eau, se trouve en moins grande quantité que le second qui est insoluble dans l'eau.

Connaissant la teneur en chitine du tégument et son degré de minéralisation, on peut déterminer l'importance relative du squelette tégumentaire. Pour les Diplopodes, il représente environ la moitié de la substance sèche totale de l'animal en intermue (55 % chez *Pachybolus*, 50 % chez *Ophistreptus*, 45 % chez *Glomeris*).

L'importance pondérale du squelette tégumentaire accroît encore l'intérêt que présente l'étude des modifications subies au cours du phénomène de la mue.

Chapitre deuxième.

LA MUE DES DIPLOPODES ET LES MODIFICATIONS TÉGUMENTAIRES QUI L'ACCOMPAGNENT.

Comme nous venons de le voir, le tégument des Myriapodes a la structure générale de celui des autres Arthropodes (aspect stratifié de la cuticule). La forte minéralisation des assises tégumentaires des Diplopodes, due surtout à une teneur élevée en sels de calcium et liée à une forte prédominance de la chitine dans la matière organique, apparente le tégument des Diplopodes à celui des Crustacés. On peut donc penser que le phénomène de la mue qui intéresse ces deux groupes d'Arthropodes y présente des points communs.

La majorité des Diplopodes récoltés dans la nature sont en période d'intermue. J'ai donc mis ces animaux en élevage au laboratoire et j'ai pu les garder un temps plus ou moins long selon les espèces ou la saison, ce qui m'a permis d'observer le phénomène de la mue sur un certain nombre d'entre eux.

Dans ce chapitre, je me propose d'abord de décrire brièvement les principales manifestations externes de la mue, c'est-à-dire l'ensemble des processus de l'exuviation ; ensuite, j'essaierai de donner une idée des modifications tégumentaires qui accompagnent la mue.

A. — LES MANIFESTATIONS EXTERNES DE LA MUE.

Comme les Crustacés, les Diplopodes, avant d'effectuer l'exuviation, passent par une phase préparatrice de la mue, période pendant laquelle un certain nombre de signes permettent de dire que la mue est proche.

1) Phase préexuviale et signes prémonitoires de la mue.

On peut distinguer, à l'approche de la mue des Diplopodes, d'une part des modifications dans le comportement des animaux et d'autre part des signes morphologiques qui annoncent l'exuviation.

Cette distinction entre deux séries de signes précurseurs de la mue rend plus aisée la compréhension de l'ensemble des phénomènes qui préparent la mue, mais leur apparition étant bien souvent simultanée, j'en expose le déroulement sans faire deux descriptions successives se rapportant à chacune de ces séries.

Pour les Diplopodes, je n'ai pu déceler de modifications morphologiques, comme la formation de nouvelles soies ou une variation indubitable de la pigmentation, qui puissent permettre de déterminer de façon précise le début de la phase préexuviale.

La fin de chaque période d'intermue s'annonce d'abord par un net ralentissement de l'activité générale des Diplopodes en élevage. En effet, en période d'intermue, tous les Diplopodes que j'ai pu élever se réfugient le jour sous les feuilles mortes, les fragments de bois disposés dans les cristallisoirs, ou même s'enfoncent dans la terre, comme c'est le cas de *Pachybolus*. La nuit, tous ces animaux quittent leur refuge et parcourent continuellement l'enceinte d'élevage. A l'approche de la mue, cette activité nocturne diminue progressivement, pour disparaître complètement peu de temps avant l'exuviation.

Cette diminution de l'activité générale s'accompagne d'un net abaissement de la consommation alimentaire, aisément estimé, pour des espèces comme *G. marginata* et *T. niger*, par la raréfaction des excréta.

On voit enfin les animaux gagner un abri d'où ils ne sortiront qu'après la mue. Ces refuges sont d'aspect variable selon les espèces. *Glomeris marginata* s'abrite simplement entre deux feuilles mortes ou dans une anfractuosité naturelle du bois pourri. *Polyzonium germanicum* se réfugie dans de petites cavités du sol. *Polydesmus complanatus* se comporte différemment et construit une véritable chambre de mue ; il s'introduit généralement, soit entre deux feuilles mortes humides, soit entre les fibres dissociées d'un morceau de bois pourri et façonne ensuite, à l'aide des derniers excréta qu'il émet encore, une sorte de mur qui réunit les deux feuilles ou les surfaces de bois qui se font face ; il délimite ainsi une sorte de loge dans laquelle s'effectuera l'exuviation. Les Iulidés, comme *Cylindroïulus silvarum* et *Tachypodoïulus niger*, et les deux espèces africaines étudiées, c'est-à-dire *Pachybolus ligulatus* et *Ophistreptus digitulatus*, creusent, dans le substratum, une galerie d'une certaine profondeur, puis élargissent le fond de cette galerie pour former une véritable excavation dans laquelle ils peuvent tenir aisément. *C. silvarum* et *T. niger* installent cette chambre de mue dans le bois pourri mis à leur disposition comme nourriture et dont l'humidité est fort élevée. *P. ligulatus* et *O. digitulatus*, élevés en terrarium, n'ont jamais consommé beaucoup de bois pourri ; ils ne disposaient pas de morceaux de bois de dimension suffisante pour les contenir, aussi ne peut-on dire que dans des conditions normales ils ne s'enfoncent pas pour muer dans des troncs d'arbres pourris. Pour ma part, je les ai toujours vus s'enfoncer d'une dizaine de centimètres dans la terre, puis effectuer la mue dans une cavité en forme de four de boulanger. Les parois de cette cavité sont lissées et damées par l'animal et la voûte ainsi formée présente une solidité suffisante pour le protéger contre les petits prédateurs, et surtout contre la dessiccation. En effet, le damage a pour résultat de colmater tous les canaux du sol et empêche l'eau de remonter vers la surface, quel que soit l'état de dessiccation de celui-ci.

Dès que s'achève la recherche ou la préparation de l'abri nécessaire, les Diplopodes cessent toute activité alimentaire ; c'est alors que des signes morphologiques apparaissent très progressivement sur l'animal presque immobile. Ces signes morphologiques ne sont obser-

vables que dans les trois derniers jours précédant la mue, mais dans un ordre gradué et non interrompu, si bien qu'on ne peut, à l'aide de l'un d'eux, définir de façon précise l'état des animaux par rapport à l'exuviation.

Pour les Diplopodes à anamorphoses, comme *C. silvarum*, *T. niger* et *B. guttulatus*, on observe à l'approche de la mue un allongement du corps qui porte sur la partie telsonienne. Les nouveaux segments, contenus par la partie antérieure du telson, se développent et repoussent celui-ci vers l'arrière jusqu'à ce que la membrane articulaire qui relie entre eux les deux derniers segments soit distendue. Ce déplacement du telson est aisément appréciable (figure V), car on voit apparaître

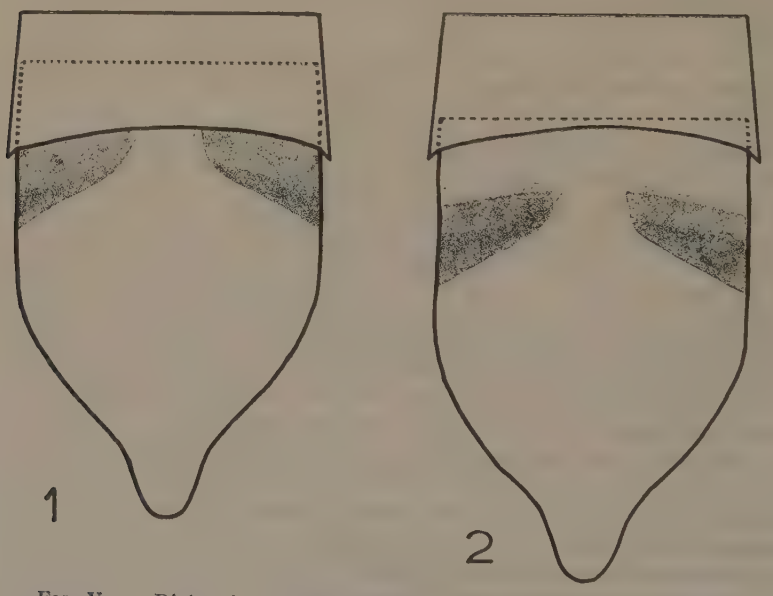

Fig. V. — Distension de l'extrémité postérieure de *C. silvarum* à l'approche de la mue.
1 : pendant l'intermue, le telson est profondément enfoncé dans le dernier apode.
2 : à l'approche de la mue, le telson est dégagé du dernier apode.

progressivement une zone moins pigmentée qui était recouverte par le dernier segment apode. Simultanément, on assiste à une élongation de toute la partie constituée par les segments apodes.

On note une atténuation progressive de la pigmentation. La couche tégumentaire qui sera rejetée devenant transparente et blanchâtre, la pigmentation sous-jacente apparaît plus diffuse ; *C. silvarum* paraît de plus en plus blanc, *G. marginata* passe des tons noirâtres aux tons grisâtres et *T. niger* passe du brun noir au gris cendré.

Dans certaines espèces, les glandes répugnatoires deviennent plus visibles ; c'est le cas de *Blaniulus guttulatus*.

Au cours des 2 à 3 jours qui précèdent l'exuviation, on observe, pour quelques espèces, des résorptions tégumentaires. C'est ainsi que *Pachybolus ligulatus* et *Ophistreptus digitulatus*, semblent se fissurer longitudinalement selon une ligne médio-dorsale et selon un plan horizontal. Ces lignes de déhiscence apparaissent très tardivement, alors que l'animal est déjà immobile et couché sur le côté, le corps prenant une forme caractéristique de la phase exuviale. Pour ces deux espèces, on observe encore des résorptions au niveau des sternites. Chez les autres espèces étudiées, je n'ai pas observé de telles lignes de déhiscence, l'exuvie rejetée n'étant jamais fragmentée.

Si on essaie de comparer le phénomène de la mue chez les Diplopodes et chez les Crustacés, on est amené à penser que le moment où apparaissent ces résorptions marque une période analogue à l'étape D_3 définie par P. Drach pour les Brachyoures.

On peut, à l'aide d'une pince fine, casser l'article terminal d'une patte afin de voir si le nouveau tégument plissé est bien formé ; dans tous les cas, pour que l'on puisse le constater, il faut que cette cassure soit faite alors que l'animal présente des signes caractéristiques de la période exuviale, l'étape *D* étant déjà fort avancée.

Quand on se rapproche de l'exuviation, on constate un léger décollement de la cuticule au niveau des champs ocellaires. Ce décollement est tardif et n'apparaît qu'après l'immobilisation des animaux. Je considère qu'en fait il s'agit déjà des premiers processus de l'exuviation qui ne s'effectuent, chez les Diplopodes, que lorsque les animaux sont immobilisés sur le côté, les antennes étant dirigées vers l'avant dans le prolongement du corps, la tête étant ramenée vers la face inférieure du tronc qui forme un arc de cercle plus ou moins fermé.

2) L'exuviation.

Le début de l'exuviation est marqué par une fissuration transversale qui aboutit à séparer une capsule céphalique exuviale du reste du corps. Chez toutes les espèces, la première phase de l'exuviation consiste donc en un dégagement de la tête. Cette opération doit demander une participation active, musculaire, de la part de l'animal ; il s'agit, pour celui-ci, de relever la tête qui s'extirpe ainsi de la capsule céphalique exuviale qui reste en place au niveau des premiers appendices locomoteurs et qui est toujours rattachée par le col au reste du tégument à rejeter.

La tête sortie s'est gonflée et semble turgescente par rapport à l'ensemble du corps, qui est toujours emprisonné dans le tégument dur. Cependant, chez *P. ligulatus* et *O. digitulatus*, les lignes de résorptions qui vont du col au telson se sont achevées et on assiste à leur écartement sous l'effet du gonflement du corps. Ce gonflement ne peut être provoqué que par une entrée d'air par voie trachéenne ; je me suis rendu compte que la densité par rapport à l'eau d'un Diplopode effectuant sa mue est toujours inférieure à celle du même Diplopode une huitaine de jours plus tôt.

Chez *Polydesmus complanatus*, il y a fissuration dorsale du tégument derrière la tête comme pour les autres espèces ; mais il se produit en outre une ligne de déhiscence médio-ventrale d'arrière en avant, ce qui permet le dégagement des expansions latérales caractéristiques de cette espèce.

Dans toutes les espèces, après la libération de la tête, on observe la deuxième phase qui permet le dégagement du reste du corps. Je n'ai pu déceler si l'animal participe de façon active à ce dégagement, qui ne résulte peut-être que du gonflement de la masse sous-jacente encore molle sur laquelle glisse l'exuvie.

Chez *C. silvarum*, *T. niger*, *G. marginata* et *P. germanicum*, l'exuvie glisse d'avant en arrière tout le long du corps. Chez *P. complanatus*, le glissement vers l'arrière est accompagné d'une ouverture ventrale dont l'écartement permet à l'exuvie de passer au-dessus de l'animal.

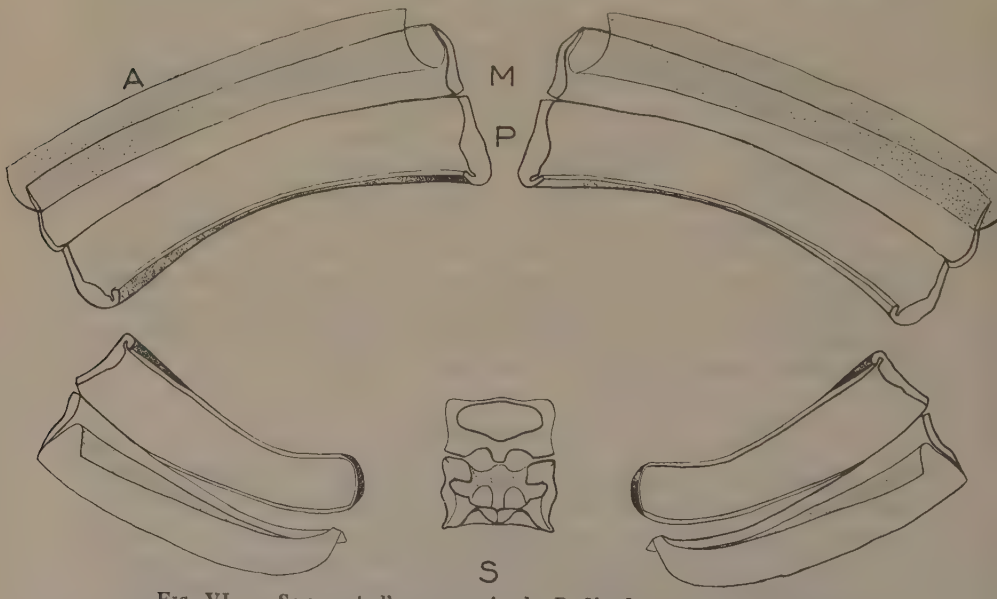

Fig. VI. — Segment d'une exuvie de *P. ligulatus* ; la séparation en ses différentes parties est naturelle. (10 fois grandeur nature). M : métazonite ; P : prozonite ; A : membrane articulaire ; S : plaques sternales avec orifices correspondant aux pattes.

Chez *P. ligulatus* et *O. digitulatus*, la fissuration dorsale s'amplifie jusqu'à devenir une véritable ouverture dorsale par laquelle l'animal peut sortir. L'exuvie glisse dans deux directions ; vers l'arrière il y a translation de quelques segments ce qui permet la libération des appendices locomoteurs, et il y a glissement de l'exuvie vers la face sternale, l'animal s'extirpant par l'ouverture dorsale. La figure VI permet d'avoir une idée de la forme d'un segment appartenant à une exuvie de *P. ligulatus*.

L'exuviation dure un temps plus ou moins long ; elle s'effectue en 12 heures pour *Glomeris* et *Polyzonium* ainsi que pour les jeunes

Cylindroïulus ; chez les Iulidés adultes j'ai constaté que sa durée est comprise entre 24 et 48 heures (*Cylindroïulus, Tachypodoïulus* et *Pachybolus*).

B. — MODIFICATIONS CHIMIQUES DU TÉGUMENT AU COURS DE LA MUE.

L'exuvie dont l'animal se débarrasse contient une certaine quantité de sels minéraux et de matières organiques. L'exuviation correspond à une notable perte de poids pour l'animal qui effectue sa mue. Cette perte de substance est évidemment liée à des modifications plus ou moins importantes dans la composition chimique du tégument.

Au cours de ces recherches, un petit nombre seulement d'individus de grande taille ont mué ; j'apporte cependant, dans les paragraphes suivants, quelques renseignements sur le bilan de l'exuviation chez les Myriapodes Diplopodes et sur la formation de leur nouveau tégument après la mue.

a) Le bilan de l'exuviation.

1. — Bilan global de l'exuviation.

Pour établir le bilan global de l'exuviation, c'est-à-dire le rapport du poids de l'exuvie au poids total de l'animal effectuant sa mue, j'ai utilisé deux espèces communes en Normandie : *Glomeris marginata* et *Tachypodoïulus niger*.

Schéma expérimental.

On réunit en élevage, dans deux grands cristallisoirs, une cinquantaine d'adultes de ces deux espèces. On sait qu'un certain nombre d'entre eux effectueront leur mue à une date plus ou moins rapprochée. Dès qu'un individu présente des signes permettant de dire que celle-ci est proche, on l'isole dans un cristallisoir plus petit, dans lequel il dispose d'un fragment de bois pourri humide qui peut lui servir de substrat pour muer, qui maintient un degré hygrométrique élevé et sur lequel il peut prélever le peu de nourriture dont il peut encore avoir besoin.

Aussitôt après l'exuviation, on pèse séparément exuvie et animal venant de muer ; on obtient ainsi le poids de substance fraîche de chaque fraction. On dessèche ensuite à l'étuve à 105°C. pendant deux heures ; on pèse ensuite les substances sèches de l'exuvie et du Diplopode venant de muer.

A l'aide des différentes grandeurs obtenues on peut calculer le poids total de l'animal (frais et sec) juste avant la mue et établir ainsi le bilan de l'exuviation.

Résultats.

Tous les animaux mis en observation n'ont pas mué ; certains sont morts, d'autres ne présentaient pas encore de signes prémonitoires de l'exuviation au moment de l'arrêt de ces observations. J'ai pu observer dans cette série, une dizaine d'exuviations de *Glomeris marginata* et un peu plus de 20 *Tachypodoïulus niger*. Donner toutes les valeurs individuelles aurait surchargé ce texte ; ne rendre compte que des moyennes n'aurait pas mis en évidence la variabilité individuelle que l'on constate dans les rapports du poids des exuvies au poids des

animaux dont elles proviennent. J'ai donc choisi 5 individus de chacune de ces deux espèces pour lesquels je rapporte les résultats de mes observations. Ils sont consignés dans le tableau 10.

TABLEAU X.

Bilan global de l'exuviation pour 10 individus adultes appartenant à *Tachypodoïulus niger* et *Glomeris marginata*.

Espèces étudiées	Substance fraîche			Substance sèche			
	avant la mue (en mg)	après la mue (en mg)	Poids de l'exuvie (en mg)	avant la mue (en mg)	après la mue (en mg)	Poids de l'exuvie ou perte en mg	Bilan de l'exuviation ou perte en % de la substance sèche initiale
Tachypodoïulus niger							
1	132	111	21	47	39	8	17
2	117	97	20	39	31	8	20,5
3	171	132	39	60	50	10	16,6
4	158	122	36	55	39	16	29
5	166	130	35	54,5	39	15,5	28,4
Glomeris marginata							
1	117	56	59	26,5	19	7,5	28,3
2	84	76	18	19	14	5	26,3
3	183	114	39	41	31	10	24,3
4	71	63	18	16	11,5	4,5	28,1
5	174	158	36	37	27,5	9,5	25,4

Avant d'étudier la variation de substance sèche; on aura un aperçu de la variation en substance fraîche, c'est-à-dire de la teneur en eau en consultant le tableau 11.

TABLEAU XI.

Variation de la teneur en eau au moment de l'exuviation de *Tachypodoïulus niger* et de *Glomeris marginata*.

Poids de subtance fraîche de chaque lot (en mg)		Teneur en eau avant la mue (en %)	Teneur en eau après la mue (en %)	Teneur en eau de l'exuvie (en %)
T. niger	132	64	81	61,9
	117	66,6	68	60
	171	64,9	62,1	74
	158	65	68	58
	165	66,6	70	57
G. marginata	117	77,7	66	87
	84	73,3	68,4	72
	183	88	81	74
	71	77,4	82	75
	137	78,6	82	73

L'exuvie rejetée contient toujours une forte proportion d'eau, si bien que l'animal qui mue en perd une notable quantité. Dans certains cas il semble qu'il résulte de ce phénomène un abaissement de la teneur en eau, dans d'autres cas on observe au contraire une augmentation de cette teneur. Il est probable que le degré hygrométrique joue un rôle important dans les instants qui suivent la mue, les animaux n'ayant pratiquement aucune protection contre la dessiccation. L'étude de la variation de la teneur en eau sera reprise ultérieurement de façon plus précise.

Le bilan global de l'exuviation se rapportant à la substance sèche présente des variations dues aux variations de poids de l'exuvie.

Tachypodoïulus perd de 17 à 29 % de sa substance sèche et *Glomeris* de 24 à 28,3 % ; une mue chez *Pachybolus ligulatus* a permis d'évaluer la perte de substance sèche chez cette dernière espèce à 24,5 % du poids initial. On peut estimer que les Diplopodes perdent du cinquième au quart de leur substance lors de l'exuviation, c'est-à-dire de 36 à 55 % du tégument total.

2. — Variation de la teneur en sels minéraux.

La variation de la teneur en sels minéraux intéresse surtout les sels de calcium qui sont les plus représentés dans le tégument des Diplopodes.

L'exuvie est toujours fortement minéralisée ; on peut en avoir une idée en déterminant la teneur en cendres fixes. Le tableau 12 donne les résultats concernant la composition chimique globale d'exuvies de quelques Diplopodes. Le nombre des valeurs obtenues est réduit, aussi ai-je indiqué le poids de l'ensemble des exuvies à partir desquelles elles ont été déterminées.

TABLEAU XII.

Teneur en cendres fixes et en calcium d'exuvies de divers Diplopodes. Les valeurs se rapportant au tégument en intermue sont rappelées entre parenthèses.

Espèces étudiées	Poids d'exuvies sèches (en mg)	Teneur en cendres fixes en %	Teneur en calcium en %
Cylindroïulus silvarum	31	49	29 (25)
Tachypodoïulus niger	94	57	32,6 (28,8)
Pachybolus ligulatus	601	52	25 (24)
Ophistreptus digitulatus	323	50	22 (23)
Glomeris marginata	48	50	23,3 (23,4)

Les cendres fixes correspondent à environ la moitié de la substance sèche de ces exuvies (de 49 à 57 %). Le tégument en intermue a fourni de 40 à 49 % de cendres fixes ce qui, apparemment, indique une plus forte minéralisation de l'exuvie rejetée par le Diplopode qui mue. Cependant, la différence entre ces teneurs en cendres fixes est si

faible que l'on ne peut pas affirmer qu'elle correspond à une réelle différence de minéralisation provoquée par des remaniements de la composition des sels minéraux au moment de la mue.

L'estimation de la teneur en sels minéraux par solubilisation dans l'acide trichloracétique donne une meilleure indication de la véritable teneur en matières organiques et en sels minéraux. Pour que cette estimation soit valable, il faut disposer d'une quantité suffisante de substance à analyser ; aussi, ce n'est qu'à partir de dosages effectués sur les deux espèces africaines *Pachybolus ligulatus* et *Ophistreptus digitulatus*, que je peux fournir des indications précises sur la teneur en sels minéraux et en matières organiques de l'exuvie des Diplopodes. Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau 13.

TABLEAU XIII.

Teneurs en matières organiques insolubles dans l'acide trichloracétique et par différence en sels minéraux d'exuvies de *Pachybolus ligulatus* et d'*Ophistreptus digitulatus*.

Espèces étudiées	Matières organiques (en %)	Sels minéraux (en %)	Rapport : Matières organiques / sels minéraux
Pachybolus ligulatus ...	15,5	84,5	0,15
Ophistreptus digitulatus	19,7	80,2	0,23

Pour ces deux espèces africaines, l'exuvie contient notablement plus de sels minéraux que le tégument en intermue : 80,2 à 84,5 % pour l'exuvie, contre 72 à 78 % pour le tégument. Le rapport matières organiques/sels minéraux passe de 0,36 pour le tégument à 0,18 pour l'exuvie chez *P. ligulatus* et de 0,28 à 0,24 chez *O. digitulatus*.

Cette prépondérance des sels minéraux dans l'exuvie peut s'expliquer de deux façons :

1° — L'exuvie correspond aux couches externes du tégument ; celles-ci seraient plus riches en sels minéraux que les couches profondes, aussi l'exuvie est-elle plus minéralisée que le tégument.

2° — Avant l'exuviation, il peut s'effectuer un remaniement de la composition chimique du tégument comme cela se passe chez les Crustacés Brachyoures (P. Drach et M. Lafon 1942). Il y aurait résorption de matière organique, si bien que l'exuvie devient plus riche en sels minéraux que le tégument initial. Il me semble que de tels remaniements s'effectuent dans le tégument des Diplopodes au moment de la mue.

L'exuvie étant très riche en sels minéraux constitués pour la plus grande partie par du carbonate de calcium, le bilan calcique de l'exuviation est très important comme le montre le tableau 14.

Ces animaux perdent entre le tiers et la moitié du calcium total préexistant avant la mue, c'est-à-dire que la perte peut s'élever jusqu'à plus de 65 % du calcium correspondant à celui du tégument en intermue.

J'ai recherché, chez *Pachybolus ligulatus* et *Ophistreptus digitulatus*, si la teneur en phosphates dans l'exuvie était différente de celle

TABLEAU XIV.

Bilan calcique de l'exuviation chez quelques Diplopodes.

Espèces étudiées	*G. marginata*	*T. niger*	*P. ligulatus*	*O. digitulatus*
Perte de calcium en % de calcium total préexistant	37	42,8	47,5	41

du tégument en intermue. L'analyse de cendres d'une exuvie de chacune de ces espèces m'a donné les résultats suivants :

Pachybolus ligulatus : 2,1 % de phosphate, en P_2O_5 par rapport au poids de l'exuvie sèche, contre 5,5 % dans le tégument ; *Ophistreptus digitulatus :* 3,6 % contre 6,5 % dans le tégument.

Il semble bien que le tégument soit plus riche en phosphates que l'exuvie ; la formation des lignes de déhiscence lors de la phase préexuviale correspond peut-être à une série de résorptions portant essentiellement sur des phosphates.

3. — La matière organique de l'exuvie.

La matière organique correspond à la fraction insoluble dans l'acide trichloracétique à 10 %. Nous venons de voir que la teneur de l'exuvie en matière organique est plus faible que dans le tégument. J'ai pu analyser la matière organique d'exuvies de *Pachybolus ligulatus* et d'*Ophistreptus digitulatus* ; ces analyses portent sur la teneur en chitine et en azote. Ces résultats sont rapportés dans le tableau 15.

TABLEAU XV.

Composition de la matière organique (M.O.) de l'exuvie de deux Diplopodes : *Pachybolus ligulatus* et *Ophistreptus digitulatus* (comparer avec le Tableau 8).

Espèces étudiées	Azote total (en % de la matière organique)	Chitine (en % de la matière organique)	Azote de la chitine (en % de la matière organique)
Pachybolus ligulatus.....	6,4	83	5,4
Ophistreptus digitulatus.....	6,7	82	5,3

Comme dans le tégument initial, la chitine occupe une place importante dans la composition de la matière organique de l'exuvie. Le taux de chitinisation est encore plus élevé dans cette dernière puisqu'il atteint 83 et 82 % contre 75 et 70 %. Sur la chitine de ces exuvies j'ai dosé l'azote ; la teneur en azote de la chitine de ces exuvies est 6,5 %, ce qui correspond bien aux valeurs généralement déterminées pour les chitines d'Arthropode.

Corrélativement à l'élévation de la teneur en chitine de la matière organique des exuvies par rapport au tégument en intermue, on assiste à un abaissement de la teneur en azote total. Cette constatation implique un remaniement de la composition de la matière organique de la partie externe rejetée lors de l'exuviation. Cette modification porte essentiellement sur les protéines tégumentaires ; je n'ai malheureusement pu obtenir suffisamment de matériel pour analyser l'exuvie et déterminer la teneur en arthropodine et en protide insoluble. On peut cependant calculer la part que prend la chitine dans l'azote de la matière organique ; par différence avec l'azote total, on a une idée de la quantité d'azote protéique qui peut encore subsister dans ces exuvies. Pour *P. ligulatus*, ce calcul montre que l'azote total de la matière organique est représenté pour 5/6 par l'azote de la chitine et pour 1/6 par l'azote pouvant se rapporter aux protides tégumentaires ; le rapport $\frac{\text{Azote des 2 protides}}{\text{Azote de la chitine}}$ passe de 1,18 dans le tégument de *P. ligulatus*, à 0,27 pour l'exuvie de ce même Diplopode.

Il semble donc, qu'il y ait eu résorption sélective des protides vers l'intérieur avant l'exuviation, à moins que les couches superficielles du tégument ne diffèrent, par leur composition, des couches profondes.

b) Le problème de la reconstitution du nouveau tégument.

Tous les Diplopodes qui ont mué au laboratoire et que j'ai pu observer (*Polyzonium germanicum, Glomeris marginata, Polydesmus complanatus, Cylindroïulus silvarum, Tachypodoïulus niger, Pachybolus ligulatus* et *Ophistreptus digitulatus*) restent mous et immobiles pendant un temps variable après l'exuviation (période A). Généralement, l'animal ne devient actif qu'au bout de 24 heures. Son tégument est alors fort mince et une légère pression du doigt ou avec un pinceau fin, provoque sa rupture. On est donc en droit de considérer que cet animal passe par une phase analogue à celle qui correspond à la période *B* définie par P. Drach pour les Crustacés Brachyoures. Pendant cette période, le tégument se durcit progressivement par une minéralisation dont les sels de calcium sont presque entièrement responsables. On sait que de nombreux Isopodes terrestres consomment l'exuvie qu'ils viennent de rejeter, ce qui constitue pour ces animaux une source importante de sels de calcium. Je n'ai jamais observé ce phénomène chez les Diplopodes qui ont mué en élevage au laboratoire. Après la mue, l'accroissement tégumentaire ne peut donc se faire que

par les apports alimentaires, les Diplopodes, Arthropodes franchement terrestres, tirant tout leur calcium de l'alimentation.

Comme cela se passe chez de nombreux Crustacés, et peut-être chez tous, on peut penser toutefois que les Diplopodes, pendant la fin de la période d'intermue, constituent des réserves calciques qui représentent la première source de calcium permettant la calcification du nouveau tégument, avant tout apport d'origine alimentaire.

J'ai abordé ce problème, sans le résoudre de façon définitive ; j'apporte cependant quelques résultats complémentaires sur cette question qui fera l'objet de recherches ultérieures.

1. — Observations sur *Glomeris*, *Tachypodoïulus* et *Polydesmus*.

Ayant pu récolter de nombreux *Glomeris*, *Tachypodoïulus* et *Polydesmus* au cours de ce travail, j'ai recherché si ces animaux pourraient constituer pendant l'intermue des réserves de calcium. J'ai donc essayé, par une méthode histochimique, de mettre en évidence l'existence de sels de calcium.

Méthode utilisée.

J'ai eu recours à la méthode des microincinérations décrite par A. Policard (1938). Les animaux à étudier sont tués rapidement au chloroforme et fixés pendant 24 heures au formol salé (formol à 6 ‰, salé à 8 ‰). L'inclusion et l'obtention des coupes à 5 microns se font selon la méthode habituelle. Les coupes obtenues sont collées à l'eau distillée sur des lames de verre vert. La microincinération de ces coupes est ensuite conduite dans un four à microincinération du type Policard ; on atteint très lentement et progressivement le rouge sombre.

Résultats.

L'observation des cendres de spodogrammes à des niveaux divers du corps indique, pour ces trois espèces, la présence de sels minéraux dans trois zones différentes. Extérieurement, une importante ceinture de cendres correspond aux sels minéraux du tégument. Approximativement au centre du spodogramme, on reconnaît les cendres correspondant à l'aliment ingéré (bois ou feuilles mortes). Entre ces deux zones, il existe un réseau très fin de cendres plus ou moins visibles. Il s'agit sans aucun doute de sels minéraux qui se trouvent en petite quantité dans le corps adipeux de ces animaux en intermue.

J'ai essayé de provoquer la formation de cristaux de gypse en plaçant une petite goutte d'acide sulfurique à 10 % sur ces coupes ; il se forme bien des cristaux, mais leur localisation précise est quasi-impossible.

L'examen de spodogrammes de *Glomeris marginata* et de *Tachypodoïulus niger* venant juste de muer a été effectué.

On constate que la couronne de cendres tégumentaires est très fine et qu'il n'y a pas de cendres dans la lumière intestinale. Les cendres correspondant au corps adipeux semblent plus abondantes, comme si des sels minéraux étaient accumulés à ce niveau.

L'examen de tels spodogrammes devra être repris avec des méthodes plus précises, permettant de dire si l'existence de sels de calcium dans le corps adipeux de ces animaux est indubitable au moment de la mue.

Ces observations, qui tendent à montrer l'existence de sels minéraux extra-tégumentaires dans les Diplopodes au moment de la mue, sont à rapprocher des résultats obtenus lors de l'établissement du bilan calcique de l'exuviation de *G. marginata* et *T. niger*. Ces animaux perdent une notable quantité de calcium sous forme de sels minéraux rejetés avec l'exuvie. Une certaine quantité de calcium subsiste dans l'organisme, puisque *G. marginata* contient encore près de 14 % de calcium par rapport à sa substance sèche totale et *T. niger* plus de 15 %. On peut penser que la plus grande partie de ce calcium se trouve dans le corps adipeux et se manifeste sous la forme des cendres que l'on observe sur les spodogrammes.

2. — Observations sur *Pachybolus ligulatus*.

Sur plus de 200 *Pachybolus ligulatus* que j'ai pu suivre pendant 3 ans en élevage au laboratoire, 4 individus seulement ont mué. Deux d'entre eux m'ont permis de faire quelques observations dont les résultats me semblent importants.

— Le tégument néo-formé de *Pachybolus* venant de muer est peu calcifié.

J'ai tué au chloroforme un *Pachybolus ligulatus* qui avait terminé son exuviation depuis moins de 12 heures (période *A*).

L'action de l'acide chlorhydrique à 25 % sur un fragment de tégument ne provoque aucune effervescence. J'ai prélevé une certaine quantité de tégument, que j'ai réparti en deux lots, pour doser le calcium. Le dosage permet d'indiquer que ce tégument contient moins de 5 % de calcium (4,7 et 4,9) ce qui est une valeur beaucoup plus faible que celle obtenue pour le tégument en intermue (environ 24 %).

— Le tégument d'un *Pachybolus* ayant mué depuis un mois et soumis au jeûne hydrique est normalement calcifié.

Le deuxième individu qui a mué a été isolé et placé dans un exsiccateur hermétiquement clos en atmosphère humide (100 % H.R.) et à la température de 20°C. Il était privé de toute nourriture mais avait à sa disposition un godet rempli d'eau distillée qui lui permettait de boire. Il a été maintenu dans ces conditions pendant un mois, au bout duquel il a été sacrifié.

L'action de l'acide chlorhydrique à 25 % sur un fragment de tégument provoque une effervescence très nette.

Comme précédemment, j'ai effectué deux dosages de calcium sur deux lots de tégument gratté, lavé et séché. Ce tégument contenait 20,75 % de calcium, ce qui montre que l'imprégnation du tégument de *Pachybolus* venant de muer s'effectue en dehors de tout apport d'origine alimentaire.

— Au moment de la mue, il existe chez *Pachybolus ligulatus* des réserves calciques.

Sur le *Pachybolus ligulatus* sacrifié peu de temps après la mue, j'ai prélevé un fragment du corps adipeux qui entoure le tube digestif. L'action de l'acide chlorhydrique à 25 % sur cette partie d'organe provoque une vive effervescence, tandis que j'ai constaté par ailleurs qu'en période d'intermue l'acide chlorhydrique n'a aucune action. L'examen microscopique au faible grossissement montre la présence de nombreux cristaux qui entourent le tube digestif. Ces cristaux qui réagissent fortement à l'acide chlorhydrique constituent sans aucun doute les réserves calciques de ces animaux (figure VII).

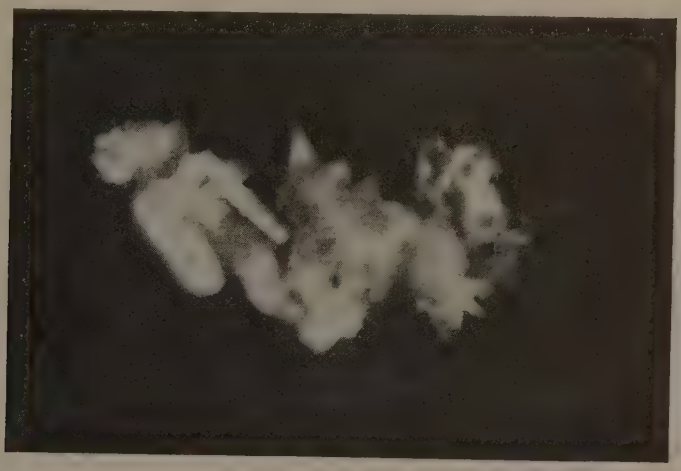

Fig. VII. — Masses blanches constituant les réserves calciques disponibles au moment de la mue, chez *P. ligulatus*. (20 fois grandeur nature ; photographie remaniée).

La présence de ces réserves mobiles de calcium qui permettent à *P. ligulatus* de passer de 4 % de calcium tégumentaire à plus de 20 % en moins d'un mois, est à rapprocher de l'existence des gastrolithes des écrevisses dont l'étude a été reprise par R. Husson (1952).

C. — CONCLUSION.

La mue des Diplopodes s'accompagne d'une perte importante de sels minéraux ; avec l'exuvie, ces animaux rejettent entre le tiers et la moitié de leur calcium total.

L'exuvie rejetée contient moins de phosphates et de protides que n'en contenait le tégument pendant la période d'intermue. A l'approche de la mue, la composition chimique du tégument subit donc des modifications par résorption d'une certaine quantité de phosphates et de protides tégumentaires.

Certains Diplopodes, comme *Pachybolus ligulatus*, constituent des réserves calciques mobiles, analogues aux gastrolithes des écrevisses. Aussitôt après la mue, le tégument mince et peu solide est calcifié et consolidé à partir de ces réserves immédiatement utilisables.

CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE.

La structure générale des assises tégumentaires des Diplopodes est la même que celle du tégument des autres Arthropodes ; c'est ainsi que l'aspect stratifié de la cuticule s'y retrouve comme chez les Insectes, les Chilopodes et les Crustacés.

Cependant, la composition chimique de leur squelette tégumentaire présente surtout de remarquables analogies avec celle du tégument des Crustacés.

La forte minéralisation du tégument des uns et des autres est due à la présence de calcaire qui se présente généralement à l'état amorphe.

La teneur en calcium est élevée et s'accompagne d'une chitinisation très poussée ; corrélativement, le taux des protides de la matière organique est relativement bas, si bien que dans les deux groupes, la teneur en azote total du tégument est faible.

L'exuviation présente des modalités diverses chez les Diplopodes et surtout chez les Crustacés, cependant, l'identité de la composition chimique du tégument des représentants de ces deux groupes entraîne une certaine similitude dans le déroulement de la mue pour l'ensemble de ces Arthropodes.

1° — Au moment de la mue, pendant une période qui me semble homologue de la période *D* de P. Drach, les Diplopodes, comme les Crustacés, se préparent à l'exuviation, par des modifications de leur comportement et par des remaniements de la composition chimique des assises tégumentaires.

La formation des lignes ecdysiales qui, chez les Crustacés Décapodes, coïncide avec des résorptions tégumentaires importantes, semble liée chez les Diplopodes à des phénomènes de même nature, tout au moins chez *Pachybolus ligulatus*.

2° — Après l'exuviation, et pendant une période qui dure de 2 à 20 heures, le Diplopode reste totalement mou. Il est toujours immobilisé sur le côté et tous ses appendices sont englués par le liquide qui a facilité le glissement de l'exuvie. Les pores répugnatoires nouvellement apparus sont presque incolores. C'est la période *A* qui, pour les Diplopodes que j'ai étudiés, est nettement plus courte que celle définie par P. Drach pour *Cancer pagurus* L.

3° — Progressivement, le tégument se durcit et devient rigide. Cependant, il demeure cassant pendant toute la période *B* qui dure trois à quatre jours chez *Pachybolus ligulatus*. Chez cette espèce, les cassures, que l'on provoque en appuyant très légèrement sur l'animal, se produisent selon les lignes de déhiscences qui s'étaient formées vers la fin de la période *D*.

En dehors de toute alimentation, le tégument de *Pachybolus ligulatus* s'imprègne de sels de calcium libérés à partir des réserves calciques du corps adipeux. Le même phénomène est bien connu chez les Crustacés ; c'est ainsi que les gastrolithes permettent aux écrevisses d'effectuer après la mue la calcification primordiale de leur tégument et que des plaques blanches sternales antérieures puis postérieures sont utilisées de la même façon par les Isopodes Oniscoïdes après leur deux demi-exuviations.

4° — Le tégument bien durci par une calcification totale (teneur en calcium 20 à 25 %), le Diplopode devient actif pendant toute la période *C*. Elle dure un temps variable selon l'âge de l'animal ; chez *Cylindroïulus silvarum*, sa durée est d'une dizaine de jours pour les larves du 2e stade et dépasse six mois pour les adultes.

5° — A la fin de la période *C*, les Diplopodes entrent en période *D* avec l'apparition des signes de la mue.

Comme pour les Crustacés, on peut donc définir pour les Diplopodes un cycle de mue et d'intermue. Il comprend une grande période d'intermue (période *C*) et trois périodes directement liées à la mue (périodes *D*, *A* et *B*).

Par la composition chimique de leur squelette tégumentaire et par l'ensemble des processus du phénomène de la mue, les Diplopodes se placent sur le même plan que les Crustacés dont ils sont séparés par d'importants caractères morphologiques qui les rapprochent des autres Arthropodes Antennates.

TROISIÈME PARTIE.

ÉCONOMIE DE L'EAU ET ALIMENTATION DES DIPLOPODES.

Les Diplopodes, Arthropodes franchement terrestres, se rencontrent essentiellement dans les milieux humides. L'eau joue donc dans la vie de ces animaux, un rôle prépondérant qu'il est important de préciser. Cette étude fera l'objet d'un premier chapitre consacré à l'économie de l'eau chez les Diplopodes.

De nombreux Diplopodes de nos régions se nourrissent d'aliments encombrants ; c'est le cas des xylophages et des phyllophages dont le bol alimentaire comporte toujours une forte proportion de lignine et de cellulose. Dans un deuxième chapitre, j'apporte quelques documents sur la nature et la composition globale des aliments consommés par divers Diplopodes de notre région.

Chapitre premier.

ÉCONOMIE DE L'EAU.

Les travaux traitant des échanges d'eau chez les Arthropodes sont particulièrement nombreux. La plupart sont orientés dans deux directions principales, traduisant les préoccupations fondamentales de leurs auteurs.

Dans certains cas, les biologistes cherchent à préciser la part revenant à l'eau dans l'économie générale des organismes étudiés : les résultats obtenus apportent des renseignements sur la biologie de ces organismes.

Dans d'autres cas, ils étudient plus spécialement les modalités des échanges d'eau, en fonction des conditions de température et d'humidité que rencontrent les animaux. L'étude du passage de l'eau au travers des assises tégumentaires des Arthropodes terrestres fournit des renseignements sur la structure ou la nature de celles-ci. Chez les

Arthropodes aquatiques, les échanges tégumentaires entre le milieu extérieur et l'hémolymphe sont particulièrement intenses au moment de la mue ; la mesure de leur intensité permet de préciser les modalités de la formation des assises tégumentaires.

L'étude des échanges d'eau au niveau du tégument a été abordée par de nombreux auteurs. En ce qui concerne les Myriapodes Diplopodes, j'ai déjà cité les travaux de E. B. Edney (1951), G. Blower (1950), et J. L. Cloudsley-Thompson (1950). Dans le présent travail, j'ai considéré que les résultats obtenus dans cet ordre d'idées apportaient une contribution à la connaissance de la structure du tégument ; aussi leur exposé a-t-il été rattaché au chapitre qui traite du tégument proprement dit (2e partie, Chap. I).

Pour que les animaux, larves ou adultes, survivent et présentent une croissance normale, il faut que la teneur en eau de leur milieu intérieur reste quasi-constante, les variations de celle-ci ne pouvant être supportées que dans les limites très étroites. Chez les animaux en équilibre pondéral, les gains et les pertes d'eau doivent se compenser. Cependant, si nous considérons des animaux en période de croissance, pour que la teneur en eau reste constante, les gains en eau doivent être supérieurs aux pertes.

Dans ce chapitre, j'examinerai donc successivement le problème des apports d'eau et celui des pertes d'eau. Dans la mesure du possible, les résultats obtenus pour les Diplopodes seront comparés à ceux acquis antérieurement pour d'autres groupes d'Arthropodes.

A. — LES APPORTS D'EAU.

Les apports d'eau peuvent se faire de différentes manières :

1. La nourriture solide ingérée par les Diplopodes contient toujours une certaine quantité d'eau ; c'est de cette manière que ces animaux prélèvent la plus grande partie de l'eau qui intervient dans leur métabolisme.

2. Dans leur habitat, les Diplopodes disposent d'eau naturelle ; aussi ne peut-on, d'emblée, rejeter la possibilité d'un apport d'eau sous forme de boisson.

3. Un transit d'eau s'effectue entre le milieu intérieur des animaux et leurs tissus de réserve. Quand le milieu intérieur a tendance à se déshydrater, une certaine quantité de l'eau de réserve peut être libérée pour compenser cette déshydratation. Cette eau fournie par les tissus de réserve prend le nom « d'eau de métabolisme ».

1) L'eau contenue dans la nourriture solide.

Dans les conditions naturelles, les Diplopodes consomment une nourriture dont la teneur en eau, évidemment variable, est toujours très élevée.

Tous les Diplopodes étudiés ont un régime végétarien. Les végétaux sont consommés soit à l'état frais (fruits, champignons), soit à l'état altéré (bois mort, feuilles mortes, champignons et fruits pourris, tubercules de pomme de terre en décomposition, etc...).

L'importance de l'apport d'eau est fonction de la teneur en eau de l'aliment habituel du Diplopode considéré.

J'indique, dans le tableau 16, la teneur en eau des aliments habituels pour diverses espèces de Diplopodes. Etant donné que cette teneur varie pour un même aliment selon les conditions hygrométriques, la température, l'agitation de l'air, etc... j'ai préféré rapporter les valeurs extrêmes (maxima et minima) rencontrées, plutôt que d'indiquer des valeurs moyennes qui n'auraient donné que des indications illusoires, à cause de l'importance des écarts à ces moyennes.

TABLEAU XVI.

Teneur en eau d'aliments naturels consommés par divers Diplopodes.

Espèces étudiées	Nature de l'aliment	Valeurs minimales (en %)	Valeurs maximales (en %)
Cylindroïulus silvarum	Bois altéré (peuplier)	47	77
Cylindroïulus silvarum	Bois altéré (orme)	52	74
Cylindroïulus silvarum	Bois altéré (pommier)	54	68
Tachypodoïulus niger	Bois altéré (pommier)	54	68
Tachypodoïulus niger	Bois altéré (orme)	52	74
Blaniulus guttulatus	Fraises en décomposition	85,4	91,7
Blaniulus guttulatus	Pommes de terre pourries	77	90,5
Glomeris marginata	Feuilles mortes	35	84
Glomeris marginata	Bois altéré (hêtre)	51	73

a) **L'eau du bois.**

Le bois mort constitue la nourriture habituelle de *Cylindroïulus silvarum, Tachypodoïulus niger, T. albipes* ; il est consommé en outre par de nombreuses autres espèces, en particulier par *Glomeris marginata* et *Polydesmus complanatus*.

Pour déterminer directement la teneur en eau d'un bois mort, on effectue un essorage préalable, toujours délicat, dont le but est l'élimination de l'eau périphérique, c'est-à-dire de celle qui ne se trouve pas au sein même du bois. Les teneurs indiquées sont donc toujours inférieures à la quantité d'eau que les Diplopodes peuvent ingérer en consommant du bois mort.

J'ai déterminé la teneur en eau des différents bois dans lesquels ont été récoltées les espèces mentionnées ci-dessus. On remarque cependant que le bois, dans lequel se trouvent les Diplopodes récoltés pendant le jour, peut être légèrement différent de celui que les animaux ont pu rencontrer au cours de leurs déplacements nocturnes.

P. Deschamps (1953) a consacré un important travail à l'étude de la xylophagie des larves de Cérambycides qui vivent dans un milieu analogue à celui de certains Diplopodes comme *Cylindroïulus, Glomeris* ou *Polydesmus*. Cet auteur indique le degré d'humidité du bois corrélativement au degré hygrométrique, d'après les tableaux de L. F. Hawley et E. Wise (1931). Les larves de Cérambycides sont des animaux sédentaires ; si les conditions de leur habitat varient pendant leur développement, elles doivent s'y adapter ou périr. Les Diplopodes, qui peuvent effectuer certaines migrations, ont un comportement tout à fait différent. Quand les conditions deviennent défavorables, ces animaux quittent leur habitat et recherchent un endroit plus favorable leur fournissant en particulier un degré d'humidité suffisant. Les Diplopodes ne sont sédentaires qu'au moment de la mue ; or nous avons vu que ces animaux n'effectuent leur exuviation qu'en des endroits d'humidité fort élevée.

Le degré d'humidité des bois dans lesquels vivent des Diplopodes est fort élevé et généralement plus élevé que celui dans lequel vivent les larves xylophages de Cérambycides ; il doit donc se situer vers la droite de la colonne de référence de P. Deschamps :

Degré d'humidité	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	20
Degré hygrométrique..	27	32	40	52	59	63	68	72	75	80	90	95

Le degré d'humidité d'échantillons de bois et d'écorce a été déterminé directement, par séchage à l'étuve à 105° pendant deux heures. Ces échantillons ont toujours été prélevés au niveau même où s'étaient établis des Diplopodes. Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau 17.

TABLEAU XVII.

Teneur en eau de différents bois dans lesquels vivaient les espèces communes étudiées dans ce travail.

Nature du bois	Espèces récoltées	Teneur en eau (en %)
Pommier.....	*Tachypodoïulus niger*	60 à 74
Orme.....	*Cylindroïulus silvarum*	62 à 74
Peuplier.....	*C. silvarum* et *G. marginata*	65 à 77
Noisetier.....	*C. silvarum*	70
Pin sylvestre (1)....	*C. silvarum* et *G. marginata*	64 à 75
Bouleau.....	*C. silvarum* et *G. marginata*	71

(1) Dans notre région, *Cylindroïulus* et *Glomeris* s'abritent sous des troncs de résineux tombés, ou sous leur écorce ; mais ils ne consomment cet aliment que lorsqu'il est très altéré et envahi par des champignons.

Très souvent, les proportions d'eau dépassent de beaucoup le degré d'humidité qu'aurait le bois en atmosphère saturée ; il est donc réellement imprégné par une importante quantité d'eau.

S'il est évident que la teneur en eau du bois ingéré joue un rôle très important pour équilibrer les gains et pertes d'eau, on ne peut en conclure pour autant que le degré hygrométrique de l'atmosphère joue un rôle direct dans l'économie des Diplopodes, comme cela se passe pour les larves de Cérambycides étudiées par P. Deschamps. Nous remarquons à nouveau que les Diplopodes, par leurs déplacements, peuvent corriger les effets des variations du degré hygrométrique de l'atmosphère.

Cependant, si ces variations sont très rapides, elles peuvent alors avoir une influence directe sur les animaux en exuviation ou les œufs ; le comportement des Diplopodes permet à ces animaux de pallier aux conséquences que pourraient avoir de telles variations.

C'est ainsi que nous avons vu les Diplopodes se préparant à la mue rechercher un endroit humide pour effectuer cette opération, et les femelles de la plupart des espèces pondre les œufs en des endroits généralement protégés contre la dessiccation.

b) L'eau des feuilles mortes.

Les Diplopodes phyllophages (*Glomeris, Polyzonium*) ont à leur disposition beaucoup plus d'eau que ne semble l'indiquer l'analyse des feuilles. En effet, les feuilles mortes constituent un milieu d'autant plus humide que la quantité d'eau retenue entre les feuilles est plus grande. L'essorage des feuilles mortes, prélevées sous des hêtres, peut diminuer de 55 à 60 % le poids total du prélèvement. Après cet essorage, on détermine directement la teneur en eau de ces feuilles ; elle représente encore 40 à 50 % du poids de la substance fraîche essorée.

c) L'eau des fruits.

La quantité contenue dans les fruits est variable selon la nature du fruit considéré et son degré de maturation ou même de pourrissement. Dans la plupart des cas (fraises consommées par *Blaniulus*, pommes et bananes données aux *Pachybolus* en élevage), l'eau contenue dans ces aliments peut représenter jusqu'aux 9/10 du poids total de l'aliment frais.

On remarque que la plupart des champignons (Pezizes, Helvelles, etc...) qui se développent en automne sur certains troncs d'arbres ont une teneur en eau qui est du même ordre de grandeur que celle des fruits consommés par *Pachybolus* ou *Blaniulus* ; il en est de même pour les tubercules de pomme de terre pourris sur le sol et dont se nourrit ce dernier.

CONCLUSION.

Les Diplopodes de notre région et les deux espèces exotiques *Pachybolus ligulatus* et *Ophistreptus digitulatus* consomment des aliments qui contiennent au moins 60 % d'eau ; mais cette teneur

peut atteindre 90 %. Si l'aliment contient moins de 40 % d'eau, il est délaissé par les animaux, tout au moins au laboratoire. Si on leur laisse le choix entre deux fragments de bois, l'un contenant 20 % d'eau, l'autre 75 %, *Cylindroïulus* et *Tachypodoïulus* consomment l'aliment le plus hydraté.

2) Absorption directe.

Les Diplopodes sont des animaux actifs, qui, en dehors des périodes de mues, effectuent des déplacements non négligeables à proximité de leur habitat habituel.

Lors de ces déplacements, ils peuvent rencontrer de l'eau de pluie constituant de « micro-mares » dans les dépressions de l'écorce des arbres ou dans tout lieu adéquat.

Les Diplopodes ne présentent pas de dispositifs morphologiques de l'armature buccale permettant la succion, le léchage ou le pompage des liquides. Cependant, on peut se demander s'ils ont la possibilité de boire l'eau dont ils peuvent disposer, quand ils en éprouvent le besoin.

J'ai essayé de préciser si les Diplopodes peuvent boire.

L'observation porte sur les espèces suivantes :

Cylindroïulus silvarum, Tachypodoïulus niger, T. albipes, Glomeris marginata, Pachybolus ligulatus.

Schéma expérimental.

Des individus des deux sexes, appartenant à chacune de ces espèces, sont rassemblés dans une enceinte close dans laquelle le degré hygrométrique est 100 % H.R. ; les animaux disposent de leur nourriture habituelle. Au bout de 48 heures, chaque animal est pesé et l'on détermine la teneur en eau pour chaque espèce à partir d'un certain nombre d'individus utilisés comme témoins.

Les animaux constituant le reste de chaque lot sont ensuite placés dans une enceinte close de degré hygrométrique 100 % H.R., mais sans nourriture. Ils ont à leur disposition de l'eau de pluie contenue dans des godets qui sont bouchés par du coton hydrophile (godets analogues à ceux utilisés par M. Lafon (1950) pour les Blattes).

Résultats.

Pendant les deux premières journées, les *Tachypodoïulus, Cylindroïulus* et *Glomeris*, se maintiennent en équilibre pondéral, malgré l'excrétion des fèces qui, au bout de 48 heures, se présentent sous la forme d'un liquide noirâtre ou verdâtre. Les animaux se rassemblent le plus souvent sur le coton hydrophile et on constate au bout d'un certain temps que la quantité d'eau a notablement diminué dans les godets. Etant donné que l'on se trouve dans une enceinte close de degré hygrométrique 100 %, l'eau des godets ne peut diminuer d'une manière aussi importante par le seul jeu de l'évaporation qui doit être quasi-nulle, comme le montre l'observation de godets témoins placés dans ces conditions.

Je dois en conclure que les Diplopodes étudiés peuvent ingérer directement de l'eau ; cette ingestion permet à ces animaux de se maintenir en équilibre pondéral pendant quelques jours.

La figure VIII indique la variation de la teneur en eau de ces animaux pendant cinq jours.

Nous constatons que les animaux perdent du poids à partir du 4e jour, ce qui correspond d'ailleurs au moment où la teneur en eau des animaux s'affaiblit. J'ai déterminé la teneur en eau de ces animaux tous les deux jours, en sacrifiant chaque fois un lot de ceux-ci. Les différences sont quelquefois si faibles qu'on ne peut déterminer si elles sont imputables à la perte d'eau entre deux déterminations ou, au contraire, aux variations individuelles observées sur les témoins, aussi n'ai-je gardé que les valeurs qui me semblent significatives.

Les variations individuelles sont surtout importantes pendant les huit premiers jours. Les animaux mènent une vie relativement active ; dans la journée, ils sont accolés au bouchon de coton hydrophile ; mais, la nuit, chacun d'eux parcourt le fond du cristallisoir de verre sur lequel il glisse en marchant, ce qui peut être la cause d'une certaine fatigue. Pour éliminer cette dernière, j'ai recouvert le

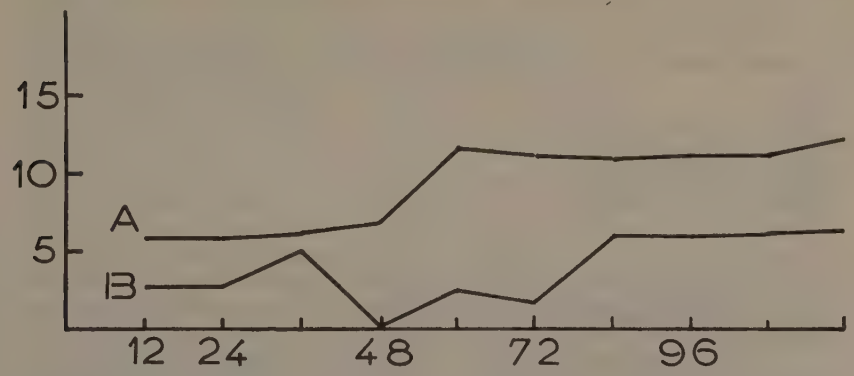

Fig. VIII. — Variation de la teneur en eau de *T. niger* pendant cinq jours, tpt. 12.13°C. En abscisses les temps, en ordonnées les pertes d'eau en pourcentage.

A : Atmosphère à 100 % d'humidité relative, animaux privés de boisson.

B : Atmosphère à 100 % d'humidité relative, animaux ayant la possibilité de boire.

fond d'un certain nombre de récipients d'un disque de fort carton rugueux (le carton doit être dur afin d'en éviter le détrempage qui le ramollirait et le rendrait comestible par les animaux, ce qui fausserait complètement les conclusions de ces observations). Je n'ai pas trouvé de différence significative dans la teneur en eau, au bout de 8 jours, entre les animaux ayant marché sur fond lisse, et ceux qui semblaient plus à l'aise sur fond rugueux.

Au bout de 8 à 10 jours, un changement sensible affecte le comportement de ces animaux. Les déplacements nocturnes sont d'abord moins actifs, puis certains individus ne se déplacent plus, soit qu'ils restent accolés au coton hydrophile, soit au contraire qu'ils restent immobiles à une certaine distance de celui-ci. Certains animaux conti-

nuent donc à absorber directement de l'eau des godets ; on constate d'ailleurs que ce sont ceux qui restent accolés au coton hydrophile imbibé d'eau qui survivent le plus longtemps.

Les animaux sont maintenus dans ces conditions, jusqu'à la mort qui survient au bout d'un temps variable selon les individus.

Cette mort ne doit pas être provoquée uniquement par la déshydratation, car au moment où je l'ai constatée, ces Diplopodes ont toujours une teneur en eau supérieure à celle des individus qui meurent par dessiccation en atmosphère sèche. On peut s'en rendre compte en consultant le tableau 18.

TABLEAU XVIII.

Comparaison des teneurs en eau à la fin de l'expérience, pour des animaux ayant jeûné, les uns ayant eu la possibilité de boire, les autres ayant été privés d'eau de boisson.

Espèces étudiées	Eau en % de l'eau initiale d'animaux en hygrostats à H. R. 0 %	Eau en % de l'eau initiale d'animaux morts ayant eu la possibilité de boire
Glomeris marginata	3	24
Tachypodoïutus niger	6	21
Cylindoïulus silvarum	6,1	17

Les observations conduites sur *Pachybolus ligulatus* nous mènent à des conclusions moins homogènes, les variations individuelles étant considérables ; cependant je rapporterai les faits suivants.

Certains *Pachybolus* meurent très peu de temps (2 à 5 jours) après le début de l'expérience ; d'autres au contraire résistent très bien ; l'un d'eux a même effectué une mue en terrarium après avoir passé 55 jours en jeûne hydrique. Ces Spirobolides ont un corps adipeux important ; ils ont peut-être la possibilité de former, à partir de ces tissus de réserve, de « l'eau de métabolisme », comme on va le voir plus loin.

Chez les Diplopodes, la possibilité d'une ingestion directe d'eau par voie buccale ne peut être mise en doute.

La perméabilité de la paroi intestinale permet à une partie de cette eau de passer dans le milieu intérieur et dans les tissus de ces organismes. On peut se demander si, en dehors de cette voie intestinale, il n'existe pas une voie intra-tégumentaire ; de l'eau pouvant être absorbée directement par passage au travers du tégument, en particulier au niveau des membranes articulaires.

On remarque en effet, que dans les conditions naturelles, la surface externe du tégument des Diplopodes de nos régions n'est jamais absolument sèche, mais au contraire qu'une mince pellicule d'eau la recouvre. Au niveau du recouvrement des différents articles du corps,

le tégument est mince et souple et la quantité d'eau y semble plus grande que sur les surfaces dures et lisses des tergites et des pleurites.

On peut se demander si cette eau est rejetée par l'animal ou au contraire si ce n'est pas de l'eau de condensation dont le Diplopode peut disposer après passage au travers de son tégument. Dans ce dernier cas, l'absorption par voie buccale ne serait qu'un cas particulier et quantitativement très important de l'absorption directe par voie intra-tégumentaire.

Je n'ai pas pu mettre en évidence l'entrée d'eau par la voie tégumentaire. J'ai tenté d'obturer les orifices buccal et anal de *Tachypodoïulus* et de *Glomeris*, soit avec une goutte de paraffine, soit avec une goutte de colle ; dans la plupart des cas les animaux meurent ; dans d'autres cas, la paraffine se fragmente ou l'animal se débarrasse de la colle, si bien qu'on ne peut mener à bien de cette façon directe des observations sur la possibilité d'une entrée de l'eau par voie tégumentaire.

Lors d'essais pour déterminer si les Diplopodes (*Tachypodoïulus niger*) peuvent récupérer tout ou partie de l'eau perdue par dessiccation progressive, j'ai replacé ces animaux dans une atmosphère à 100 % H.R. J'ai badigeonné certains d'entre eux avec un produit liquide aux silicones utilisé normalement pour lubrifier les robinets d'appareils de Kumagawa, Soxhlet, etc... Ce produit est imperméable et certainement toxique ; cependant, j'ai constaté que les animaux « siliconés » et ceux qui ne le sont pas meurent au bout du même temps, ce qui ne permet pas de mettre en évidence une entrée d'eau chez ceux qui n'ont pas subi ce traitement.

Sur des fragments de tégument, j'ai déposé une goutte d'eau ; si on laisse reposer un certain temps sur un plan horizontal, l'eau ne traverse pas ; cependant, le tégument étant placé sur un filtre Gooch, quand on fait agir doucement une trompe à vide, l'eau traverse si on se sert de tégument mince, articulaire par exemple.

Bien que je n'aie pu mettre en évidence in vivo le passage de l'eau liquide au travers du tégument dans le sens extérieur intérieur, je ne puis rejeter sa possibilité, puisque l'eau liquide peut traverser ce tégument in vitro sous l'action d'un vide très partiel. Il est possible, en outre, qu'il existe une entrée d'eau par voie trachéenne.

CONCLUSION.

Dans la nature, quand les Diplopodes rencontrent de l'eau, ils peuvent l'ingérer directement par voie buccale ; l'entrée par voie intra-tégumentaire n'a pu être mise en évidence, mais sa possibilité ne peut pas être rejetée.

3) Formation éventuelle d'eau de métabolisme.

Chez un Diplopode en équilibre pondéral, la plus grande partie de l'eau excrétée est de l'eau de transit, qui entre dans l'organisme soit avec les aliments consommés, soit par absorption directe (voie buccale ou intra-tégumentaire dont j'ai admis la possibilité).

Cependant, au niveau des tissus, se produisent de nombreuses réactions de synthèse ou de combustion, dont l'une des conséquences est la formation d'eau, que l'on qualifie d'« eau de métabolisme ».

C'est là un phénomène général qui existe chez tous les êtres vivants. Il a en effet été mis en évidence dans la plupart des groupes animaux ; mais son rôle est particulièrement important chez les animaux constituant d'importantes réserves dont la combustion peut fournir une notable quantité d'eau, qui peut même couvrir tous les besoins chez certaines espèces.

C'est ainsi que G. Frankel et M. Blewett (1949) ont montré que le Lépidoptère *Ephestia kühniella* peut vivre et s'accroître dans une atmosphère desséchée par l'anhydride phosphorique, en absorbant une nourriture contenant seulement 1 % d'eau.

Les lipides et le glycogène constituent en général la partie la plus importante des substances de réserve des Insectes ; ils sont susceptibles, par combustion, de fournir de l'eau suivant les réactions désormais classiques de la respiration, dont le résultat final aboutit à la formation de gaz carbonique et d'eau.

Quelles que soient les techniques utilisées (G. Frankel, M. Blewett, P. A. Buxton, K. Mellanby, P. Deschamps), on aboutit à démontrer, que lorsque les conditions sont défavorables, les Insectes puisent dans leurs réserves en lipides.

Cette fragmentation des molécules lipidiques de réserve permet, chez les Insectes, le maintien de la teneur en eau des tissus ou tout au moins, un « freinage » de son abaissement.

TABLEAU XIX.

Teneurs en graisses de divers Diplopodes et à titre de comparaison de quelques Arthropodes terrestres appartenant à d'autres groupes.

	Espèces étudiées	Auteurs	Graisses en % de la S.S. in toto	Graisses en % de la M. O. (par calcul)
Diplopodes	*Cylindroïulus silvarum*..	Y. Saudray	6,1	12,1
	Tachypodoïulus niger...	»	6,3	13,4
	Glomeris marginata.....	»	8,7	14,5
	Polydesmus complanatus	»	5,7	11,7
	Pachybolus ligulatus....	»	6,8	13,9
Chilopodes	*Lithobius forficatus*.....	Y. Saudray	13,1	13,1
	Geophilus carpophages..	»	14,6	14,6
Insectes	*Ragium inquisitor*.....	P. Deschamps	34,7	34,7
	Gastrophilus.....	V. Kemnitz	3,5 à 25,9	3,5 à 25,9
	Bombyx mori.....	K. Farkas	7,1	7,1
Crustacés	*Ligia oceanica*.....	Y. Saudray	6,4 à 12	12 à 21

J'ai rassemblé dans le tableau 19, quelques données concernant la teneur en graisses de divers Diplopodes adultes. J'y ai inclus, à titre de comparaison, des valeurs se rapportant à des espèces appartenant à d'autres groupes d'Arthropodes.

La matière minérale des Insectes et des Myriapodes Chilopodes ne représente qu'une infime partie de la substance sèche totale de ces animaux. Il n'en va pas de même pour les Crustacés et les Diplopodes, dont le tégument fortement calcifié présente un taux de minéralisation très élevé. Pour ces derniers, après calcul de la teneur en sels minéraux de ces animaux, j'ai calculé le taux de graisses par rapport à la matière organique totale (M.O.), ce qui permet une comparaison plus directe avec les Insectes et les Chilopodes.

Par rapport à la substance sèche totale ; il apparaît tout d'abord que les Diplopodes adultes sont moins riches en graisses que les Insectes. Il semble, d'autre part, que les Diplopodes étudiés ne diffèrent guère les uns des autres (valeurs extrêmes : 5,7 % et 8,7 %).

Chez les Insectes, au contraire, le taux est très variable pour une même espèce ; c'est ainsi, que chez *Gastrophilus*, il varie de 3,5 à 25,9 % ; de plus, les différences spécifiques sont beaucoup plus accentuées, ce qui est peut-être dû à la plus grande diversité du régime alimentaire qui existe dans ce groupe.

En rapportant le taux des lipides à la matière organique des animaux, les différences entre ces groupes d'Arthropodes sont moins évidentes. Les Diplopodes étudiés ont une masse tégumentaire minéralisée qui représente environ la moitié de leur substance sèche totale. La teneur en graisses de leur matière organique dépasse toujours 10 %. Ces déterminations ont été effectuées sur des animaux qui se trouvaient en dehors de la période de reproduction ; aussi les réserves des femelles étaient nettement moins importantes qu'elles ne le sont peu de temps avant la ponte.

Par exemple, la femelle de *Glomeris marginata* peut atteindre un taux de lipides voisin de 20 % avant sa ponte, alors que deux mois avant, ce taux n'était que de 14,5 %, toujours par rapport à la M.O. On remarquera qu'aussitôt après la ponte, le taux de lipides chez ces *Glomeris* était descendu à 7,5 %, ce qui représente la quantité de lipides correspondant réellement aux réserves de l'animal. D'ailleurs, le taux lipidique des mâles de cette même espèce ne dépasse pas, à ma connaissance, 10 % (taux relevé en Mars 1955).

En définitive, il semble que les Diplopodes ne disposent pas d'une quantité de graisses « libres » aussi grande que les Insectes. Les Diplopodes n'auraient donc pas la possibilité de disposer d'autant d'eau de métabolisme que des Insectes comme *Tenebrio molitor* ou même comme les larves xylophages étudiées par P. Deschamps.

Cependant, il semble que la consommation des graisses de l'alimentation soit continue ainsi que le montre l'observation suivante :

Un lot de *Tachypodoïulus niger* a ingéré en 8 jours, 6.178 mg de bois (pommier altéré ayant une teneur en graisses de 1,08 %), c'est-à-dire 67 mg de graisses au total. Le poids des excréta correspondants s'élève à 2.595 mg contenant 37,5 mg de graisses (teneur 1,44 %). Il y a donc eu retenue de 29,5 mg de graisses. Or, par rapport au poids sec initial calculé, l'augmentation de poids n'a été que de 5 mg ; les graisses n'étant pas seules responsables de cette augmentation de poids, on doit admettre qu'elles sont détruites en majeure partie par l'organisme de ces animaux, ce qui a pour conséquence de libérer une certaine quantité d'eau.

Il y a donc normalement, comme dans tout être vivant, une utilisation continuelle des lipides de la nourriture avec formation d'une certaine quantité d'eau qui s'ajoute à l'eau dont l'animal peut disposer directement.

Quand les conditions deviennent anormales, par exemple en cas de manque de nourriture, si l'animal doit maintenir sa teneur en eau au-dessus d'une certaine valeur, il pourra peut-être, à partir de ses graisses de réserve, libérer tout ou partie de l'eau qui lui est nécessaire, cette formation d'eau correspondant à un certain amaigrissement de l'animal.

J'ai tenté sur *Glomeris marginata* et *Tachypodoïulus niger* d'étudier la diminution de poids pendant le jeûne ainsi que les variations de la teneur en graisses et en eau provoquées par ce jeûne. Pour permettre une comparaison objective avec les résultats obtenus par P. Deschamps, il aurait fallu effectuer ces observations sur des animaux en atmosphère desséchée par P2 05 ; nous verrons ci-dessous que cela n'est pas possible, les Diplopodes indigènes mourrant rapidement dans des atmosphères de degré hygrométrique inférieur à 45 % d'H. R.

L'amaigrissement par le jeûne a donc été conduit en atmosphère confinée de degré hygrométrique 75 %.

Schéma expérimental.

Les animaux sont isolés dans des tubes larges et bas qui sont rassemblés par groupe de huit dans des exsiccateurs contenant une solution de chlorure de sodium qui donne un degré hygrométrique de 75 % dans l'enceinte. Chacun des groupes est constitué d'animaux identiques et provenant d'un même endroit ; les déterminations préalables de teneur en eau et matières grasses sont effectuées sur des témoins de mêmes caractéristiques que les jeûneurs. Pour *Tachypodoïulus*, le nombre d'individus de chaque groupe a été porté à dix.

Simultanément, deux lots de *Glomeris marginata* ont subi le jeûne, mais avec la possibilité de boire, ce qui nous permet d'avoir une idée du degré d'amaigrissement dû exclusivement au manque de nourriture sans déperdition d'eau.

Résultats obtenus.

Ils sont consignés dans les tableaux 20 et 21.

TABLEAU XX.

Amaigrissement par le jeûne en atmosphère d'H.R. 75 % pendant 10 jours.
(les poids sont exprimés en mg, les teneurs en pourcentages).

Données	*Glomeris marginata* (8 animaux isolés par lot)				*Tachypodoïulus niger* (10 animaux isolés par lot)		
	lot 1	lot 2	lot 3	lot 4	lot 1	lot 2	lot 3
Poids frais initial...	1476	1181	1065	1123	1250	1375	1289
Poids frais final.....	815	606	610	641	870	928	884
Teneur en eau initiale (témoins en pour cent).....	74	73,8	71,1	72,9	62	64	61
Teneur en eau finale	55	52,5	53	55,1	47	48,9	45,9
Poids sec initial (témoins).....	383	309	307	304	475	495	502
Poids sec final.....	367	288	287	288	461	483	489
Perte en substance sèche.....	16	21	20	16	14	12	12
Graisses initiales (témoins).....	32	24	24	23	30,8	32,6	33,1
Teneur initiale en graisses (témoins).	8,4	7,8	7,9	7,7	6,5	6,6	6,6
Graisses finales.....	22	14,1	12,8	13	25,8	27	26,4
Teneur en graisse finale.....	5,7	4,9	4,5	4,5	5,6	5,6	5,4
Perte en graisse.....	10	9,9	11,2	10	5	5,6	6,7

TABLEAU XXI.

Amaigrissement par le jeûne en atmosphère d'H.R. 100 % et possibilité de boire chez *Glomeris marginata*.
(le lot A a la même provenance que le lot 1 du tableau précédent, le lot B est identique au lot 2).

	Poids frais (en mg)		Teneur en eau (en %)		Perte de substance sèche (S. S.)		Teneur en graisse (en % de la S.S.)	
	initial	final	initiale	finale	absolue	en %	initiale	finale
Lot A.....	1511	1133	74	67	19 mg	4,8	8,4	6,3
Lot B.....	1044	840	71,1	65,5	12 mg	3,9	7,9	6,1

Interprétation de ces résultats.

Le tableau 20 montre que l'abaissement du taux des graisses ne suffit pas à maintenir à son niveau la teneur en eau, qui tombe de plus de 70 % à moins de 55 % chez *Glomeris* et qui passe de 63 à moins de 50 % chez *Tachypodoïulus*, ces derniers étant bien près de la mort à la fin de l'expérience.

L'abaissement du taux de graisses étant plus net chez *Glomeris* que chez *Tachypodoïulus*, on peut penser que, chez la première espèce, une plus grande quantité d'eau a été libérée, ce qui a permis une meilleure survie. On ne peut cependant l'affirmer, car on ne peut pas mesurer de façon précise la quantité d'eau libérée.

La comparaison des résultats du tableau 20 avec ceux du tableau 21 semble plus fructueuse. En effet, dans le deuxième cas, les animaux ayant eu la possibilité de boire, ont presque maintenu leur teneur en eau ; or l'amaigrissement est faible ; on peut donc penser qu'ils n'ont pas eu à faire appel à une importante quantité d'eau de métabolisme dont la formation entraîne un abaissement du taux lipidique. Il est cependant prématuré d'adopter cette conclusion, car les animaux qui peuvent boire sont le plus souvent accolés sur le tampon de coton hydrophile, ce qui entraîne une dépense énergétique très faible. On peut se demander si, en dehors de l'eau de boisson, ce repos des animaux n'explique pas la différence qui existe dans l'abaissement du taux des graisses. L'étude micro-calorimétrique de ces animaux permettra sans aucun doute d'apporter ultérieurement des renseignements complémentaires sur leur métabolisme des graisses et de préciser de façon définitive la part que peut prendre l'eau de métabolisme dans la biologie des Diplopodes.

La comparaison avec les résultats de P. Deschamps n'est pas plus aisée et pourrait donner lieu à des interprétations délicates ; tout ce que l'on peut dire, c'est que *Glomeris* et *Tachypodoïulus* n'ont pas autant de défense métabolique contre les déperditions d'eau que les Insectes étudiés à ce jour. En particulier, si la perte d'eau est très rapide (H. R. inférieure à 70 %), l'eau de métabolisme formée ne peut compenser la perte d'eau par dessiccation.

CONCLUSION.

De l'eau de métabolisme est formée continuellement à partir des graisses d'origine alimentaire ; les réserves lipidiques animales des Diplopodes indigènes peuvent être une source d'eau, dite de métabolisme ; mais cette eau n'est jamais produite en quantité suffisante pour maintenir, à elle seule, une teneur en eau qui aurait tendance à s'abaisser. On ne doit pas cependant négliger cet apport d'eau.

En résumé, les Diplopodes ont la possibilité d'absorber de l'eau directement ; mais la source principale de l'eau utilisée par ces animaux se trouve dans leur nourriture, essentiellement sous forme d'eau liquide contenue dans les aliments et accessoirement sous forme d'eau libérée aux dépens des réserves lipidiques de ces aliments : eau de

métabolimse normal ; en outre, ces animaux peuvent, à partir de leurs propres réserves, former de l'eau que nous appellerons « eau de métabolisme interne ».

B. — LES PERTES D'EAU.

Les pertes d'eau ont de nombreuses causes :

1) La défécation entraîne une perte d'eau, les excréments rejetés par les Diplopodes étant toujours plus ou moins humides.

2) Il existe une certaine relation entre la teneur en eau des animaux étudiés et les degrés hygrométrique et thermique du milieu ambiant, les Diplopodes pouvant perdre de l'eau qui passe au travers des assises tégumentaires, c'est-à-dire de l'eau de perspiration.

La respiration, le fonctionnement des glandes répugnatoires etc... peuvent être la cause de pertes d'eau prélevée dans le milieu intérieur de ces animaux ; mais ces dernières pertes sont si faibles que je n'ai pas entrepris leur étude dans ce travail.

1) La défécation.

La défécation des animaux soumis au jeûne est faible ; cependant, elle est toujours constituée par quelques gouttes de liquide plus ou moins coloré, ce qui indique que de l'eau est toujours rejetée par la voie anale.

Chez des animaux se nourrissant normalement, cette eau doit s'ajouter à celle des excréta dont le degré d'humidité est toujours élevé.

La mesure du degré d'humidité des excréta semble au premier abord aisée. Elle présente en fait de grandes difficultés ; la détermination directe de la teneur en eau ne pouvant s'effectuer que sur des excréta conservés, le problème consiste à en déduire leur teneur en eau au moment de la défécation.

Comme P. Deschamps, j'ai tenté de placer les animaux sur une toile métallique reposant sur un cristallisoir contenant du xylène ; malheureusement, les animaux sont morts rapidement dans toutes les expériences conduites de cette manière.

J'ai donc eu recours à la méthode suivante, bien qu'elle ne puisse donner que des résultats approchés.

Schéma expérimental.

Les animaux sont mis en élevage dans des cristallisoirs recouverts d'un opercule et disposent d'une nourriture constituée de liber et d'écorce de pommier. Toutes les 6 heures, on récolte les excréta et on les met immédiatement dans un flacon bouché à l'émeri contenant de l'alcool absolu ; on connaît le poids flacon + alcool absolu.

On pèse excréta et flacon pour déterminer par différence le poids des excréta au moment de leur récolte et on dessèche ensuite à l'étuve à 105° pour déterminer le poids de la substance sèche.

J'ai déterminé ainsi la teneur en eau des excréta de *Glomeris marginata, Tachypodoïulus niger* et *Cylindroïulus silvarum.*

Pour un même aliment, la teneur en eau des excréta est toujours plus élevée pour *Glomeris* que pour les deux autres espèces. On constate en outre que, pour une même espèce, la teneur en eau est d'autant plus élevée que l'aliment ingéré est plus humide, le taux d'humidité des fèces étant toujours supérieur à celui de l'aliment.

Je rapporte ci-dessous quelques valeurs relatives à des fèces obtenus à partir de liber de pommier plus ou moins sec. Quand cet aliment est trop sec, les animaux ne le consomment pas.

Espèces étudiées	*Glomeris marginata*	*Tachypodoïulus niger*	*Cylindroïulus silvarum*
Eau en % de la substance fraîche des fèces.....	40 à 90	55 à 85	40 à 75

Les excréta des Diplopodes indigènes étudiés sont toujours plus humides que ceux des larves de Cérambycides étudiés par P. Deschamps. On notera cependant, que *Pachybolus ligulatus*, Spirobolide d'Afrique Occidentale, peut rejeter des fèces ne contenant que 30 % d'eau.

2) Pertes par évaporation à la surface du corps.

Nous nous limiterons ici à étudier les pertes totales en fonction du degré hygrométrique de l'atmosphère, l'étude des pertes en fonction de la structure des assises tégumentaires ayant été logiquement intégrée à l'étude de ces dernières (2e partie — chapitre I).

Dans les conditions naturelles, les Diplopodes vivent dans des milieux très humides (feuilles mortes, face inférieure d'écorces d'arbres morts...). Leur habitat semble donc déterminé par le degré hygrométrique de l'atmosphère ambiante.

Pour mieux connaître les exigences écologiques de ces animaux, j'ai observé, au laboratoire, leur comportement dans des atmosphères variées de degré hygrométrique connu.

Conditions expérimentales.

Les conditions expérimentales sont les mêmes que celles utilisées par M. L. Auzou (1953) pour étudier les échanges d'eau chez *Porcellio scaber* et *Oniscus asellus*.

Les animaux sont placés dans de petits cristallisoirs. Pour *Glomeris* et *Tachypodoïulus*, un individu est placé dans chaque cristallisoir ; au contraire, les *Cylindroïulus*, plus petits, sont groupés par cinq individus de même sexe.

Chaque cristallisoir est placé lui-même au milieu d'un cristallisoir plus grand, dont le fond est recouvert d'une solution destinée à maintenir un degré hygrométrique défini ; ce dernier cristallisoir est hermétiquement clos par un opercule adhérant parfaitement à la cordeline par de la vaseline.

J'ai utilisé les solutions suivantes (tableau N° 22) dont la composition a été définie par J. Leclercq (1948).

TABLEAU XXII.

Composition de solutions diverses donnant un degré hygrométrique défini dans les hygrostats.

Solutions	Humidité relative correspondante
Eau pure	100 %
Solution saturée de Cr O4 K_2 et K Cl	86 %
Solution saturée de Cl Na	75 %
Solution saturée de (NO_3) 2 Ca	55 %
Solution saturée de Mg Cl_2	41 %
Solution saturée de CH_3 COO K	35 %
Solution saturée de Zn Cl_2.....	17 %
Couche mince de P_2 O_5...) Couche mince de Ca Cl_2..) ou acide sulfurique pur..)	0 à 10 %

Le degré hygrométrique a été vérifié avec un hygromètre à cheveux et s'est maintenu constant à 5 % près, à une température de 18° C ± 1 dans le thermostat.

L'aliment naturel des espèces étudiées étant le bois humide, sa présence aurait évidemment perturbé le degré hygrométrique de l'enceinte ; aussi les animaux ont-ils été laissés sans nourriture, les effets de l'inanition étant négligeables pendant un temps aussi court.

Désirant suivre la vitesse de déperdition de l'eau chez les Diplopodes en observation, j'avais d'abord pesé (au mg près) chaque lot toutes les trois heures. J'ai pensé, par la suite, que les manipulations nécessaires lors de chaque opération devaient perturber le degré hygrométrique à l'intérieur des récipients ; aussi n'ai-je plus effectué ces pesées que toutes les 6 heures, afin de réduire les causes d'erreurs. Avant chaque série d'expériences, qui a été poursuivie pendant 5 jours, la teneur en eau a été déterminée sur un certain nombre d'individus pris comme témoins dans chaque lot.

A la fin de ces expériences, la teneur en eau a été déterminée sur les animaux soumis à ces divers degrés hygrométriques. En remontant dans le temps, j'ai pu vérifier les calculs qui ont permis de déterminer la teneur en eau préexistante. Les animaux pour lesquels cette vérification montre une « erreur » sont éliminés et je n'ai pas tenu compte des résultats qu'ils ont donné.

Les résultats sont exprimés sous la forme de courbes, les temps étant portés en abscisses et les pertes d'eau (en pourcentage de l'eau initiale) en ordonnées.

Lecture des courbes : *Comportement aux divers degrés hygrométriques* (figures IX et X).

En atmosphère saturée, le poids se maintient sensiblement pendant 48 heures, malgré le jeûne. Chez Cylindroïulus, la déperdition, calculée par rapport à l'eau préexistante, n'atteint 10 % de cette dernière qu'à la fin du 3e jour d'expérience. Chez *Glomeris* et *Tachypodoïulus*, elle est encore inférieure à 5 % après 4 jours de ce régime.

Dans les conditions naturelles, ces deux dernières espèces sont parfaitement adaptées pour vivre en atmosphère saturée, comme *Porcellio* et *Oniscus*, qu'il n'est d'ailleurs pas rare de récolter dans les mêmes milieux. *Cylindroïulus silvarum* semble moins bien adapté

que ces espèces pour vivre en atmosphère saturée et sans eau liquide à consommer. On peut penser que, pour maintenir en équilibre sa teneur en eau, cette dernière espèce doit rencontrer dans la nature de l'eau qu'elle pourra absorber pour compenser ses déperditions par évaporation.

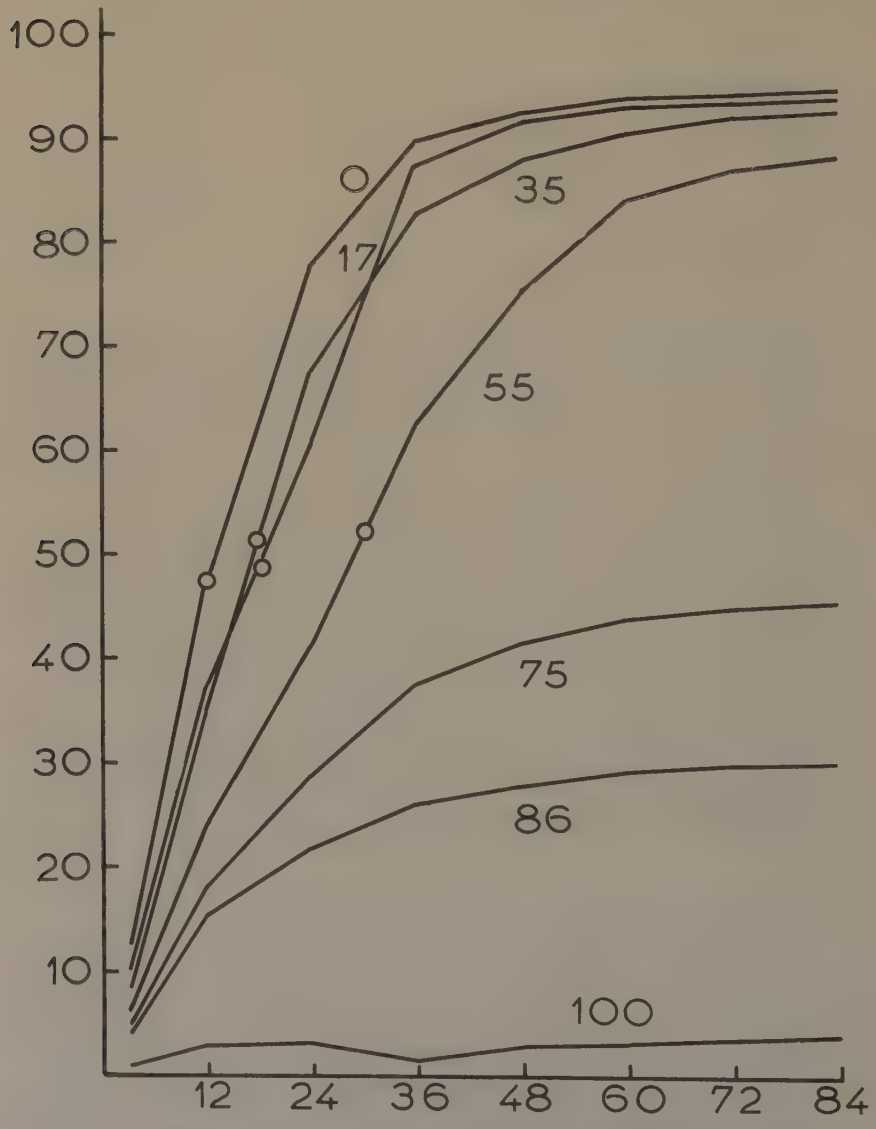

Fig. IX. — Pertes d'eau par *C. silvarum* dans des atmosphères d'humidités relatives échelonnées. En abscisses : les temps, en ordonnées : les pertes d'eau en pourcentage de l'eau initiale.

On notera ensuite le comportement de ces animaux en atmosphère à H. R. 86 % et 75 %. Pour ces degrés d'humidité la déperdition est évidemment plus grande qu'en atmosphère saturée ; au bout de 48 heures par exemple, le quart de l'eau de ces animaux est perdu à 86 % d'H.R. ; la déperdition peut correspondre à 40 % de l'eau initiale en atmosphère d'H.R. 75 %. La tendance qu'avait *Cylindroïulus*

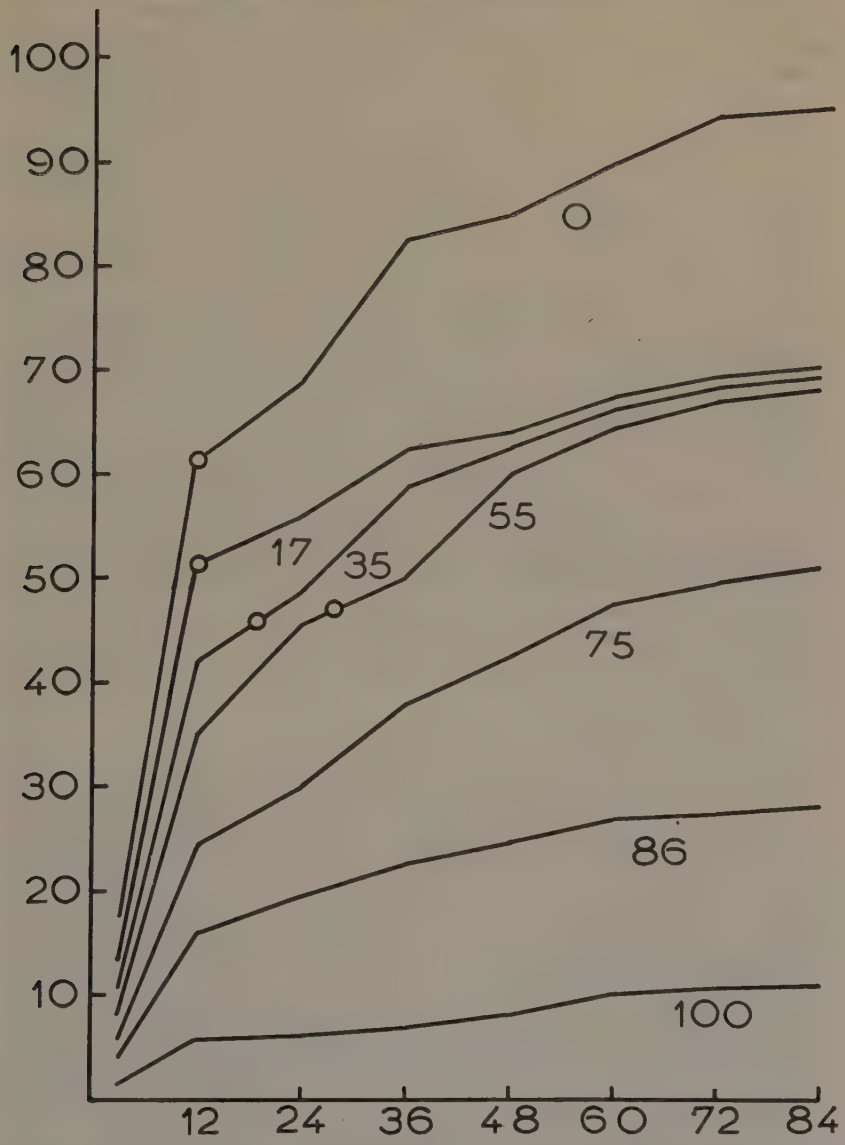

Fig. X. — Pertes d'eau par *T. niger* dans des atmosphères d'humidités relatives échelonnées. En abscisses : les temps, en ordonnées : les pertes d'eau en pourcentage de l'eau initiale.

à perdre plus d'eau que *Glomeris* et *Tachypodoïulus* semble s'atténuer et même, on voit la situation s'inverser au bout de 48 heures en H.R. 75 % ; au bout de l'expérience, *Cylindroïulus* perd son eau plus vite que *Tachypodoïulus*, mais, par la suite, la vitesse de déperdition est freinée et devient moins rapide que celle de *Tachypodoïulus*.

Est-ce à dire que *Cylindroïulus* s'adapte mieux aux conditions d'humidité défavorables qu'il rencontre, que *Tachypodoïulus* et *Glomeris* ? Sans tirer de conclusions définitives de cette observation, on notera qu'en été, j'ai récolté *Cylindroïulus* dans des stations relativement sèches qui ne semblent pas convenir à *Tachypodoïulus niger*.

A partir de H.R. 55 % et au-dessous, la déperdition chez *Cylindroïulus silvarum* est nettement plus rapide ; les courbes de déperdition sont régulièrement échelonnées en raison inverse de l'humidité relative, la déperdition étant d'autant plus rapide que l'atmosphère est plus sèche. Chez *Tachypodoïulus*, la déperdition est encore plus rapide et moins régulièrement échelonnée. *Glomeris* présente des courbes indiquant une déperdition irrégulière, plus rapide que chez *Cylindroïulus* à certains moments, plus lente à d'autres. Peut-être y a-t-il lieu, en ce qui concerne cette dernière espèce, de faire intervenir la possibilité qu'elle a, en s'enroulant, de former une sorte de sphère qui réduit presque à néant la surface d'évaporation ventrale, de l'eau pouvant même être retenue contre cette surface à l'intérieur de la sphère ainsi formée. Le relâchement étant irrégulier selon les animaux, la forme des courbes s'en ressent. Chez *Glomeris*, il convient de noter une très faible différence physiologique entre les sexes ; les femelles perdent leur eau légèrement moins vite que les mâles. On peut penser que cette faible différence peut être attribuée à l'existence d'une faible quantité d'eau de métabolisme libérée à partir des graisses qui sont plus abondantes chez les femelles. Il est aussi possible qu'elle soit imputable à des différences sexuelles dont on ne connaît pas encore la nature.

PERTE RELATIVE AU MOMENT DE LA MORT.

J'ai considéré que les animaux étaient morts quand ils étaient sans aucun mouvement et sans aucune réaction aux excitations extérieures. J'ai noté le moment de la mort à une heure près. Il varie avec le degré hygrométrique et se produit d'autant plus tôt que l'humidité relative est plus basse. Le moment de la mort varie avec l'espèce et semble surtout déterminé par la quantité d'eau dont dispose l'animal. *Tachypodoïulus* meurt après avoir perdu 45 % de son eau initiale ; *Cylindroïulus* et *Glomeris* meurent sensiblement au même moment que *Tachypodoïulus* bien que l'on constate parfois la mort de quelques *Glomeris* n'ayant perdu que 40 % de leur eau préexistante. Si la déperdition est lente, en H.R. 75 % par exemple, *Tachypodoïulus* peut perdre jusqu'à 53 % de son eau initiale avant de mourir.

Les Diplopodes étudiés dans le présent travail sont moins éprouvés par la dessiccation que les Isopodes Oniscoïdes, étudiés par M. L.

Auzou, qui meurent dès qu'ils ont perdu de 25 à 30 % de leur eau initiale. Ils sont également moins sensibles à la dessiccation que *Ligia oceanica* étudiée par M. Lafon (mort quand 40 % de l'eau préexistante est perdue).

DÉPERDITION « POST-MORTEM ».

M. Lafon (1948) a montré, sur *Ligia oceanica*, que la mort ne se traduit sur les courbes de déperdition par aucun accident, la vitesse d'évaporation ne changeant pas après la mort.

M. L. Auzou (1953) et E. B. Edney (1949-1950) confirment ces conclusions et admettent que, chez les Oniscoïdes, la déperdition d'eau est un phénomène purement physique.

Chez les Diplopodes en H.R. basse, la vitesse de déperdition diminue après la mort, ce qui montre qu'à l'état vivant ces animaux n'ont aucune défense particulière contre la déperdition. Dans tous les cas, au cours des premières heures des expériences, les courbes sont proches de la verticale, ce qui correspond à une vitesse de déperdition très grande. Puis, progressivement, ces courbes s'abaissent, ce qui signifie que la vitesse de déperdition diminue, comme si l'eau qui reste encore dans les animaux était plus difficile à perdre que l'eau déjà perdue. La forme des courbes de déperdition après la mort est semblable à celle des animaux qui survivent encore.

J'ai suivi la déperdition de l'eau pour des animaux tués au chloroforme et placés en hygrostat à H.R. 0 % (P_2O_5).

La vitesse de déperdition de ces animaux tués reste sensiblement la même que celle des animaux placés vivants dans les mêmes conditions.

La vitesse d'évaporation ne changeant pas après la mort, on peut considérer que chez les Diplopodes, la déperdition d'eau est un phénomène purement physique.

Une remarque s'impose pour *Glomeris marginata* ; en effet, les animaux de cette espèce, tués au préalable, perdent leur eau légèrement plus vite que les animaux vivants. Cette différence est sans aucun doute due au fait que les *Glomeris* vivants s'enroulent en boule ; cette volvation, comme je l'ai déjà dit, est un moyen de défense, mais contribue aussi à diminuer la vitesse d'évaporation de l'eau de ces animaux.

Les Isopodes Oniscoïdes étudiés par M. L. Auzou ont perdu toute leur eau au bout de 51 heures par simple évaporation à 20°C, pourvu que l'humidité relative soit égale ou inférieure à 86 %. Il existe d'ailleurs dans les courbes de M. L. Auzou un grand décalage entre la courbe en atmosphère saturée et celle en H.R. 86 %. Cet auteur en conclut que les *Oniscus* ne contiennent pas d'eau « liée » aux constituants du protoplasme.

Il en va tout autrement pour les Diplopodes. Tout d'abord, en fin d'expérience, les courbes ne sont pas aussi nettement groupées que pour les Oniscoïdes. Enfin, même en H.R. 0 % après 84 heures de séjour dans l'hygrostat, les animaux contiennent encore un peu d'eau.

Le tableau 23 indique la fraction d'eau restant après 72 heures de séjour dans les différents hygrostats.

TABLEAU XXIII.

Fraction d'eau restant après 72 heures de séjour dans les différents hygrostats.

H. R. (en %)	0 %	17 %	35 %	55	75	86
Cylindroïulus	6,1	30	31	32	53	72
Tachypodoïulus	6	7	9	14	56	70
Glomeris	3	5	8	17	58	70

CONCLUSION.

Chez les Diplopodes en intermue, les pertes d'eau s'effectuent de plusieurs façons :

1° — La partie la plus importante de l'eau perdue emprunte la voie anale et représente l'eau de transit qui accompagne les aliments solides.

2° — Dans les conditions expérimentales, le tégument des Diplopodes permet le passage d'eau de perspiration. Quand le degré hygrométrique de l'atmosphère ambiante descend au-dessous de 75 %, la perte d'eau s'accentue notablement. Il résulte de ces observations que l'on aura comme souci constant, dans la conduite des élevages de Diplopodes, de maintenir ces animaux dans une atmosphère très humide de degré hygrométrique voisin de 100 %.

CHAPITRE DEUXIÈME.

QUELQUES ASPECTS DE LA NUTRITION DES DIPLOPODES.

Le régime alimentaire des Diplopodes varie peu selon les espèces ; en effet, ces animaux ont tous une alimentation constituée en majeure partie de débris végétaux divers, sur lesquels se développe toujours une flore fongique plus ou moins importante, dont je n'ai pas déterminé les espèces qui la constituent.

Cette alimentation comporte une forte proportion d'éléments encombrants : cellulose et lignine.

Certaines espèces sont cependant presque exclusivement phyllophages, comme *Polyzonium germanicum* par exemple ; d'autres, au contraire, essentiellement xylophages, ne consomment que du bois : *Tachypodoïulus* et *Cylindroïulus*, tandis que *Glomeris marginata* a une alimentation mixte : bois et feuilles.

A) LE TRANSIT ALIMENTAIRE.

On admet habituellement que les animaux qui consomment un aliment à forte proportion de partie encombrante compensent la mauvaise qualité de cet aliment par une plus grande consommation journalière ; il s'ensuit que le transit alimentaire est plus rapide.

Des renseignements sur ce sujet, concernant plus particulièrement les Insectes, ont été rassemblés récemment dans une mise au point de M. Lafon (1951). Il apparaît que les modalités de la consommation alimentaire ont été étudiées de façon fort inégale selon les groupes d'Invertébrés ; à ma connaissance, les Diplopodes n'ont fait jusqu'ici l'objet d'aucune recherche de ce genre.

La durée du transit alimentaire a été mesurée par R. Chauvin (1941) sur diverses espèces d'Orthoptères, en particulier sur le Criquet pélerin.

Cet auteur donne un repas opaque à ces animaux et, par une série de radiographies, suit le passage du bol alimentaire dans les différentes parties du tube digestif. Cette méthode n'est pas applicable aux Diplopodes dont le tégument, fortement calcifié, ne permet pas l'étude du transit alimentaire par radiographie.

A l'aide d'un appareil de sa conception, et qu'il dénomme coprographe, R. Chauvin détermine les moments d'excrétion fécale, ce qui lui permet de préciser le rythme de l'ingestion alimentaire. J'ai utilisé un appareil semblable pour étudier le transit alimentaire des Diplopodes en m'adressant essentiellement à *Glomeris marginata*.

Description et utilisation de l'appareil.

La partie mécanique du coprographe est constituée par un cylindre enregistreur à axe vertical, effectuant un tour complet en 24 heures, placé sur un support horizontal et dont la face supérieure supporte un disque de carton fort, divisé en 24 secteurs égaux. Les animaux à étudier sont placés dans un récipient dont le fond est constitué de grillage suffisamment fin pour les retenir, mais laissant toujours passer les excréta au moment de leur émission (tamis à bluter en laiton).

Ce récipient est placé dans un entonnoir de verre dont l'extrémité vient affleurer le disque de carton sur lequel tombent les déjections ; celles-ci se répartissent ainsi, selon le moment de leur émission, sur les différents secteurs horaires qui passent successivement sous l'extrémité de l'entonnoir.

Les *Glomeris* ont à leur disposition des morceaux de bois allongés reposant verticalement dans le récipient ou des feuilles mortes

maintenues verticales ; en effet, si l'aliment est déposé à plat, les animaux déposent certains excréta sur les feuilles ou les morceaux de bois, ce qui fausse l'expérience.

Après une révolution complète du cylindre et du disque, on dénombre les excréta de chaque secteur, et on poursuit ce dénombrement pendant une semaine.

J'ai tenté de déterminer la durée du transit alimentaire par deux méthodes complémentaires, utilisant le coprographe de R. Chauvin.

Schéma expérimental.

a) On laisse les animaux jeûner pendant 48 heures, puis on met à leur disposition l'aliment habituellement utilisé. On note l'heure d'émission des premiers excréta solides; on a ainsi, par différence, un temps qui correspond à la durée du transit du premier repas après jeûne. On peut toutefois penser que l'on n'obtient pas, de cette façon, la durée du transit alimentaire normal que le jeûne préalable de 48 heures a pu modifier.

b) Pour les *Glomeris,* qui consomment indifféremment feuilles mortes et bois altéré, j'ai opéré d'une autre façon en utilisant deux cristallisoirs, *A* et *B,* contenant chacun un lot de *10 Glomeris.*

Les animaux du cristallisoir *A* disposent d'une nourriture constituée de fragments de bois pourri ; ceux du cristallisoir *B* peuvent se nourrir de feuilles mortes. Au bout de 48 heures, les animaux du lot *A* sont placés dans le récipient à claire-voie du coprographe et reçoivent la même nourriture que le lot *B.* Après 24 heures, les excréta correspondant à chacun des secteurs horaires sont examinés au faible grossissement. On peut aisément déceler ceux qui correspondent à l'ingestion de bois et ceux qui résultent de l'ingestion de feuilles mortes (fragments allongés dans les premiers, débris de nervures dans les seconds). La durée du transit alimentaire d'un repas composé de feuilles sèches est ainsi déterminée. Pour que les animaux mangent dès qu'ils sont en contact avec les feuilles mortes, j'ai pris soin de les priver de nourriture pendant 3 heures ; cette légère privation ne peut pas être assimilée à un jeûne, mais elle est suffisante pour exciter leur appétit.

Ensuite, on opère de la même façon avec le lot *B* qui, placé dans le récipient du coprographe, reçoit du bois mort comme aliment. L'examen des excréta et l'étude du coprogramme permettent alors de déterminer la durée du transit alimentaire d'un repas constitué de bois mort.

Résultats.

Quelle que soit la nourriture (feuilles mortes ou bois mort), la durée du transit alimentaire, chez *Glomeris marginata,* est la même. Cette durée, comprise entre 4 heures et 4 heures 30, est du même ordre de grandeur que celle obtenue pour le Criquet pélerin étudié par R. Chauvin.

L'étude du coprogramme montre que la défécation s'effectue à toute heure du jour et de la nuit, ce qui indique que l'ingestion est continue et qu'il n'y a pas de rythme nycthéméral strict de l'ingestion alimentaire. Cette remarque met en évidence qu'en dépit de mœurs nocturnes, des Diplopodes comme *Glomeris marginata* continuent à s'alimenter de jour, tout au moins au Laboratoire. Dans la nature, on les récolte le jour, enfouis dans le tapis de feuilles mortes des sous-bois, et on observe toujours à leur voisinage des amas d'excréta. En outre, on découvre bien souvent les *Glomeris* au fond d'une petite galerie verticale creusée dans la couche de feuilles mortes empilées.

Cette galerie correspond à la partie consommée par les Glomeris qui ont ainsi perforé les feuilles à l'emplacement qu'ils occupaient sur chacune d'elles. Cette observation permet d'affirmer que ces animaux se nourrissent le jour. Cependant, le coprogramme de *Glomeris*, que je présente sous forme d'histogramme (figure XI), montre qu'il existe deux périodes de défécation maximum par jour. En février, la première s'étale de 5 heures à 11 heures, mettant en évidence qu'une période d'ingestion importante se situe entre 1 heure et 6 heures ; la deuxième période est comprise entre 12 heures et 16 heures, elle montre qu'une ingestion importante s'effectue entre 7 heures et 11 heures.

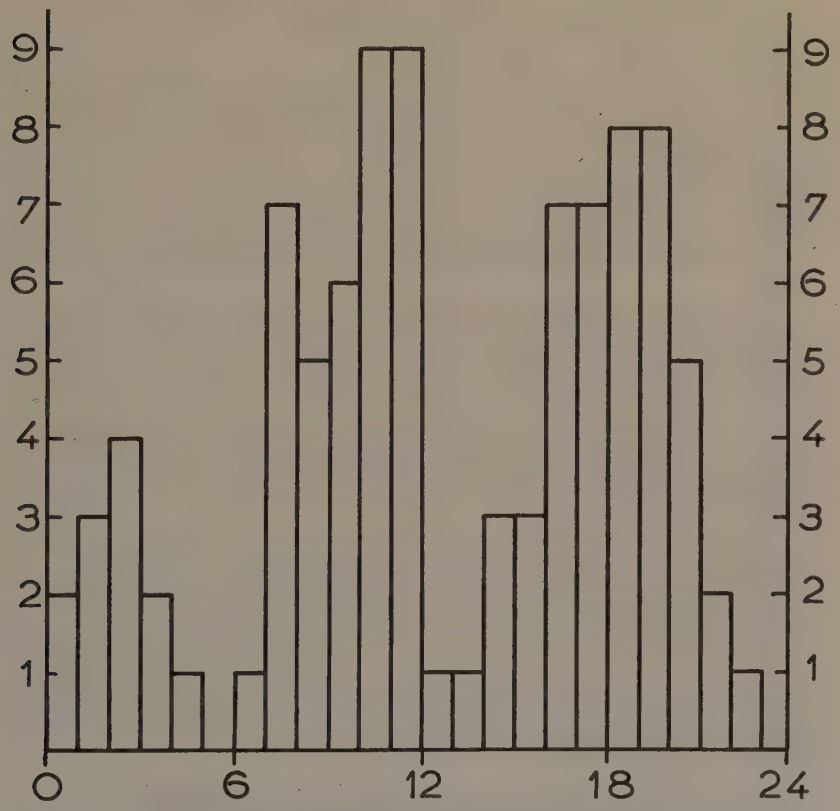

Fig. XI. — Défécation de 10 *Glomeris marginata* pendant un cycle de 24 heures. En abscisses les moments de la défécation, en ordonnées les quantités d'excréta rejetés durant chaque heure, une unité correspondant à 3 excréta.

Chez *Glomeris*, tout se passe comme si deux repas importants étaient pris par jour ; cependant, entre ces repas, les *Glomeris* s'alimentent d'une façon continue mais peu intense.

Pour *Tachypodoïulus* et *Cylindroïulus*, le transit alimentaire ne doit pas durer plus de 5 heures à 5 heures 30 ; en effet, le coprogram-

me est difficile à obtenir car la défécation s'effectuant par ouverture complète des valves anales, le diamètre des excréta n'est que légèrement inférieur à celui des animaux eux-mêmes, si bien qu'ils sont quelquefois retenus sur le fond du récipient du coprographe.

B) LA GRANDEUR DE LA CONSOMMATION ALIMENTAIRE.

Pour les Insectes, considérant que la teneur en eau varie considérablement avec le régime alimentaire, M. Lafon exprime la grandeur de la consommation alimentaire, en poids d'aliment sec consommé en 30 jours.

Comme le poids de l'animal a pu varier pendant ce temps, il est entendu qu'elle est rapportée au poids d'animal sec à la fin de l'expérience qui a permis sa détermination.

D'après cet auteur, la grandeur de la consommation dépend de nombreux facteurs, entre autres de la température et de l'âge de l'animal.

J'ai effectué plusieurs séries d'observations sur la consommation alimentaire de *Tachypodoïulus niger*, de *Glomeris marginata* et de *Cylindroïulus silvarum*. Les indications qu'elles m'ont fournies ne permettent pas des conclusions définitives parce que, pour une espèce donnée, la grandeur de la consommation alimentaire varie considérablement.

De nombreux facteurs entrent en jeu ; c'est ainsi que, dans ces observations, on ne peut estimer pour chaque série le rôle que jouent l'âge des animaux et le temps qui les sépare de la mue ; en outre, on ne peut mesurer l'influence que peut avoir sur la consommation alimentaire le degré hygrométrique ou la température du milieu ambiant. Dans cet ordre d'idées, je rapporte cependant quelques renseignements, qui contribueront à mieux faire connaître le mode de vie de nos Diplopodes.

Dans tous les cas, les animaux sont pesés au milligramme près avant le début des observations. Sur un lot témoin, on détermine la teneur en eau des animaux à étudier qui sont restés pendant 48 heures au moins dans une atmosphère de degré hygrométrique 100 %. En général, les animaux sont alimentés pendant 20 jours, une plus grande durée pouvant les amener trop près du moment de la mue. A la fin de ce laps de temps, ils sont pesés et la teneur en substance sèche est déterminée par dessiccation à 105°C pendant 2 heures.

1°) Grandeur de la consommation alimentaire de *Tachypodoïulus niger*.

Le nombre de *T. niger* récoltés m'a permis de constituer plusieurs lots de 10 adultes des deux sexes. Les animaux sont nourris de liber de pommier. Durée de la consommation 20 jours, température 12-13°C. Les résultats obtenus figurent dans le tableau 24.

Le poids total des animaux ayant pu varier pendant les 20 jours de l'expérience, les valeurs de la colonne de droite se rapportent à des animaux en équilibre pondéral. On peut estimer que *Tachypo-*

doïulus niger adulte, en intermue et en dehors de la période de reproduction, consomme de 1.500 à 1.700 mg de substance sèche de liber de pommier par g pour 30 jours.

Ces valeurs indiquent une consommation sensiblement de même importance pour les deux sexes. Il en va tout autrement pour des adultes étudiés au printemps, au moment où les animaux reprennent toute leur activité.

C'est ainsi que l'on relève en Mars, les valeurs suivantes : mâles 2.070 mg, femelles 1.404 mg.

TABLEAU XXIV.

Consommation alimentaire de *Tachypodoïulus niger*.

	Sexe	Poids total (en mg)	Poids final (en mg)	Poids sec final (en mg)	Aliment consommé (en mg)	Par g d'animal en 30 jours (en mg)
Lot 1	mâle	2681	2677	473	520	1647
Lot 2	mâle	2678	2695	467	570	1638
Lot 3	femelle	2795	2793	510	515	1512
Lot 4	femelle	2784	2814	507	525	1551

En Avril-Mai des femelles, provenant du même endroit que celles étudiées en Mars, consomment beaucoup plus : 3.200 mg de liber sec par g pour 30 jours, tandis que les mâles sont restés sensiblement au même taux : 2.145 mg.

Il est probable que la préparation de la ponte provoque une augmentation de la consommation alimentaire ; en effet, les femelles, devant achever l'élaboration des œufs, ne peuvent trouver les éléments dont elles ont besoin qu'en absorbant en plus grande quantité une nourriture au demeurant assez pauvre.

Parmi les conditions extérieures, la température et le degré d'humidité du bois influencent considérablement la consommation alimentaire. Dans la nature, les animaux peuvent choisir l'aliment qui leur convient et qui doit toujours contenir au moins 50 à 55 % d'eau. Au laboratoire, dès que l'atmosphère de l'enceinte où sont élevés les animaux se déshydrate, ces derniers cessent toute activité alimentaire.

L'optimum thermique de *Tachypodoïulus niger* se situe probablement entre 10 et 15°C. Un abaissement de la consommation alimentaire est manifeste dès que l'on descend au voisinage de 5 à 7°C : des mâles adultes consomment alors 875 mg de liber sec pour 1 g en 30 jours, contre 1.650 mg à 12-13°C. A partir de 18°C la consommation alimentaire est perturbée ; c'est ainsi que le degré hygrométrique variant considérablement, la nourriture peut se dessécher ou au con-

traire s'imbiber d'eau et il se développe alors des moisissures sur le bois. Ces perturbations entraînent toujours un taux de mortalité élevé.

Ayant constaté que *T. niger* se trouvait parfois en assez grand nombre en un endroit donné, j'ai pensé que la vie en collectivité pouvait influencer la consommation alimentaire.

Schéma expérimental.

2 lots de *T. niger* sont constitués. Le premier comprend dans un seul cristallisoir 10 adultes mâles nourris de liber de pommier. Le deuxième comprend 10 animaux de même sexe, de même provenance que le lot précédent et disposant de la même nourriture, mais chaque animal est isolé dans un petit cristallisoir. A la fin des 20 jours de consommation, on compare les résultats obtenus pour les 2 lots.

Résultats.

10 animaux dans un seul cristallisoir : 3.772 mg.
10 animaux isolés : 1.140 mg.

Il semble bien que la consommation soit plus importante pour les animaux vivant en collectivité. On pourrait essayer d'expliquer ce phénomène par l'influence psychologique du groupe. Cependant, on peut aussi penser que plusieurs animaux groupés sur un seul fragment de bois, provoquent une entame plus grande, si bien que les animaux disposent d'une surface plus grande d'aliment frais et tendre, ce qui leur permet de consommer plus.

En définitive, il n'existe pas à mon sens, de valeur absolue de la consommation alimentaire de *T. niger* : non seulement la grandeur de la consommation varie en fonction de la température et du degré hygrométrique ; mais encore elle varie, pour un adulte, en fonction de la période considérée. L'activité sexuelle augmente la consommation alimentaire des mâles ; il en est de même de la ponte des femelles. Par contre, à l'approche de la mue la consommation alimentaire diminue, jusqu'à devenir nulle au moment de celle-ci.

2°) Aperçu sur la consommation alimentaire de *Glomeris* et *Cylindroïulus*.

Afin d'avoir une idée de la grandeur de la consommation alimentaire d'animaux ayant des régimes alimentaires semblables, j'ai réuni dans le tableau 25 quelques résultats concernant des adultes de *Glomeris marginata* et de *Cylindroïulus silvarum*. J'y ai ajouté une valeur se rapportant à des larves du sixième stade de cette dernière espèce, sans indication de sexe.

Il y a lieu dans ce tableau, de mettre à part les résultats se rapportant aux larves de *Cylindroïulus silvarum* de sixième stade. Nous avons vu en effet que les animaux de cette espèce, au cours de leur développement post-embryonnaire, passent par un certain nombre de stades dont j'ai déterminé la durée moyenne. Cette durée peut varier considérablement selon les individus, si bien qu'il est quasi-impossible de constituer un lot homogène d'animaux. La consommation ali-

mentaire diminue à l'approche de la mue, tandis qu'elle doit être maximum peu de temps après cette dernière. Dans le lot que nous avons étudié, certains animaux ont mué pendant la période consacrée à l'étude de leur consommation alimentaire, d'autres devaient être très proches de la mue tandis que le reste en était éloigné. Il en résulte que la valeur rapportée, c'est-à-dire 1.933 mg de bois par g en 30 jours, n'est qu'une indication concernant ce lot particulier, sans qu'on puisse affirmer qu'elle serait valable pour d'autres larves de même espèce et de même stade. L'idéal consisterait certainement en la constitution de lots homogènes à croissance bien définie. On peut cepen-

TABLEAU XXV.

La consommation alimentaire de *Glomeris* et *Cylindroïulus*.

	Poids frais initial (en mg)	Poids frais final (en mg)	Poids sec final (en mg)	Poids d'aliment ingéré (en mg)	Grandeur de la consommation : par g en 30 j (en mg)
Glomeris marginata (10 mâles)	1.106	1.097	308	478	2.327
Cylindroïulus silvarum (10 mâles)	360	366	168	230	3.194
Cylindroïulus silvarum (femelles)	572	565	260	434	2.504
Cylindroïulus silvarum (larves du 6e stade)	241	250	83 (1)	107	1.933

(1) Y compris le poids de deux exuvies, deux animaux ayant mué au cours des observations.

dant penser que même si les animaux qui constituent un lot n'ont pas la même formule segmentaire, il importe avant tout qu'ils soient tous dans le même état physiologique par rapport à la mue, pour que leur métabolisme soit assez homogène.

Ces valeurs peuvent être comparées à celles indiquées par M. Lafon pour d'autres Arthropodes dont le régime alimentaire diffère peu. C'est ainsi que pour *Carausius morosus* se nourrissant de feuilles de lierre, on relève 2.342 mg par g en 30 jours ; pour la chenille de *Pieris brassicae* nourrie de feuilles de chou, 6.990 mg par g en 30 jours ; et pour *Porcellio scaber*, nourri de bois comme les Diplopodes, 1.870 mg par g en 30 jours.

3°) Conclusion.

La consommation alimentaire globale des Diplopodes, estimée en fonction des mêmes unités de temps et de poids, reste du même ordre de grandeur, quelles que soient les espèces étudiées : *Tachypodoïulus niger, Glomeris marginata, Cylindroïulus silvarum.*

Elle est influencée par de nombreux facteurs :

Température et degré hygrométrique, et varie selon l'état physiologique de l'animal, notamment avec son éloignement de la mue ou son activité reproductrice.

C. — LE COEFFICIENT D'UTILISATION DIGESTIVE.

Les Diplopodes soumis au jeûne présentent une excrétion considérablement réduite. C'est ainsi que des *Tachypodoiulus niger* et *Glomeris marginata* privés de nourriture, mais disposant d'eau de boisson, peuvent survivre un temps assez long. L'excrétion est alors quasi-négligeable et se réduit à quelques gouttelettes hebdomadaires d'un liquide jaunâtre. Il en est de même chez un autre Diplopode exotique : *Pachybolus ligulatus* ; mais, chez cette dernière espèce, une partie des déchets du métabolisme se retrouve sous forme d'urates, concentrés dans le corps adipeux de l'animal ; cet organe joue alors le rôle d'un véritable rein d'accumulation.

La plus grande partie des excreta émis en période d'activité alimentaire est donc exogène, elle a pour origine la fraction non digérée des aliments.

On peut définir, avec divers physiologistes, un « Coefficient d'utilisation digestive » qui s'exprime par le rapport :

$$\frac{\text{Poids d'aliment sec ingéré} - \text{Poids d'excreta secs}}{\text{Poids d'aliment sec ingéré}}$$

Ce coefficient est évidemment d'autant plus faible que le poids des excreta est plus élevé ; c'est le cas des animaux dont le régime alimentaire comporte une forte proportion de lignine et de cellulose (phyllophages et xylophages).

En ce qui concerne les Insectes, M. Lafon remarque : « aucun xylophage n'utilise la lignine, qui ne fait que transiter ».

On ne possède aucun renseignement de ce genre sur les Diplopodes, aussi ai-je tenté de déterminer, pour un certain nombre d'entre eux, le coefficient d'utilisation digestive.

1°) Transit de la lignine.

La part de la lignine a été déterminée dans le bois altéré servant de nourriture et dans les excréta.

Schéma expérimental.

La lignine est dosée selon la technique du « Forest product Laboratory », reprise et critiquée par P. Deschamps (1955) dans son étude de la xylophagie des larves de Cérambycides. Cet auteur rejette la méthode par l'acide chlorhydrique ; j'ai donc utilisé l'attaque par l'acide sulfurique à 72°.

« Sécher à 105° ; introduire lentement 15 à 30 centimètres cubes de SO^4H^2 par gramme de matière à doser en agitant, le bécher étant refroidi pendant l'opération ; laisser deux heures entre 17 et 23°, puis quatorze heures à la température ordinaire (J'ai laissé pendant seize heures à 18°C.). Etendre pour ramener l'acide à 3 % et faire bouillir quatre heures au réfrigérant à reflux. Laver à l'eau chaude sur verre fritté, sécher et peser ».

Résultats.

Les résultats obtenus, figurant au tableau 26 se rapportent aux trois espèces de Diplopodes utilisées au cours de ce travail : *Tachypodoïulus niger, Cylindroïulus silvarum* et *Glomeris marginata.* Pour chacune de ces espèces, la teneur en lignine du bois pourri consommé est indiquée ; il en est de même pour les déjections correspondantes. Chaque valeur représente la moyenne arithmétique de deux dosages, arrondie à l'unité supérieure ou inférieure.

TABLEAU XXVI.

Transit de la lignine
chez trois Diplopodes indigènes xylophages.

Nature de l'aliment	Espèces étudiées	Ligine en % de l'aliment	Lignine en % des injections
Liber de pommier	*Tachypodoïulus niger.*	40	67
Orme très altéré.	*Cylindroïulus silvarum.*	50	65
Orme très altéré.	*Glomeris marginata.*	50	65

On peut se demander si toute la lignine ingérée avec le bois se retrouve dans les déjections.

C'est ainsi qu'un lot de *Cylindroïulus silvarum* a consommé 2.309 mg de bois contenant 1.395 mg de lignine, soit 49,5 %. Le poids des déjections correspondantes est de 1.883 mg contenant 1.260 mg de lignine, soit 66 %. On retrouve donc 135 mg en moins de lignine. On peut penser que cette différence est imputable aux manipulations que nécessite le dosage, pour environ 10 %. Cependant on peut aussi penser que, dans des bois fortement altérés, la lignine subit un commencement de dégradation qui en permet une faible attaque par les ferments intestinaux de ces Diplopodes. On notera que l'on trouve toujours moins de lignine dans les déjections que dans le bois altéré utilisé comme aliment. Il est probable que la lignine pure ne fait que transiter ; par contre, certains composés, résultant de sa dégradation au cours du pourrissement du bois, sont retenus par les animaux. Ces produits de dégradation sont dosés avec la lignine pure.

Cette question devra donc être reprise à l'aide de techniques de dosage plus précises, mais surtout en étudiant comparativement l'action des agents destructeurs de la lignine. En effet, elle est attaquée par certains champignons destructeurs et par des bactéries. C'est ainsi, que A. R. Prevot, G. Fischer, B. Bizzini et M. Raynaud (1954), ont pu montrer que certains *Pseudomonas* isolés du sol des forêts contribuent fortement à la destruction de la lignine, certaines souches détruisant jusqu'à 80 % de phénol-lignine, d'amyl-lignine et d'ammoniaque-lignine.

Les Diplopodes étudiés dans ce travail se nourrissent de bois fortement altérés. La teneur en produits de dégradation de la lignine et de la cellulose y étant extrêmement variable, elle conditionne dans une forte mesure le coefficient d'utilisation digestive de l'aliment ingéré.

2°) Le coefficient d'utilisation digestive globale.

Il existe deux méthodes pour calculer le coefficient d'utilisation digestive globale.

a) Si on admet que la lignine ne fait que transiter, on peut, comme l'a fait remarquer P. Deschamps, déduire des teneurs en lignine de l'aliment et des déjections le bilan global du passage dans le tube digestif.

Exemple sur *Tachypodoïulus niger :*

Un lot d'animaux reçoit une nourriture contenant 40 % de lignine, ses déjections en contiennent 67 %. Quand l'animal consomme 100 mg d'aliment, il ingère et rejette 40 mg de lignine. Les excréta correspondants pèsent donc :

$$\frac{100}{67} \times 40 = 58 \text{ mg}$$

et le coefficient d'utilisation digestive est égal à :

$$\frac{100 - 58}{100} = 0{,}42.$$

On peut donc, en admettant que la lignine ne fait que transiter, déterminer le coefficient d'utilisation digestive en connaissant le taux de lignine dans l'aliment et dans les excréta correspondants.

b) La plupart des auteurs opèrent différemment. Ils déterminent le poids d'aliment sec consommé pendant un certain temps et le poids des excréta rejetés pendant le même temps pour établir ensuite le rapport :

$$\frac{\text{Poids d'aliment assimilé}}{\text{Poids d'aliment sec ingéré (calculé).}}$$

Cette méthode directe est valable pour des animaux comme les Diplopodes, dont l'excrétion endogène par voie fécale est quasi-négligeable. C'est la méthode que j'ai utilisée, elle m'a fourni les résultats qui figurent dans le tableau 27. A titre de comparaison, j'y ai ajouté quelques valeurs extraites du tableau dressé par M. Lafon pour un certain nombre d'Insectes (1951, pp. 486-497).

Le coefficient d'utilisation digestive des animaux mentionnés ci-dessus est sujet à d'importantes variations en fonction de nombreux facteurs. Aussi la lecture de ce tableau ne permet-elle pas d'avoir une idée définitive sur l'utilisation des aliments par les Diplopodes. C'est ce qu'indiquent les remarques particulières qui en découlent.

TABLEAU XXVII.

Coefficient d'utilisation digestive de divers Diplopodes :

$$\frac{\text{Poids d'aliment assimilé}}{\text{Poids d'aliment sec ingéré (calculé).}}$$

Espèces étudiées	Auteurs	Régime	Température	Stade	Sexe	Coefficient
Gryllulus domesticus.	R. Chauvin	feuille de scarole	30° C	adulte	mâle	0,419
Gryllulus domesticus.	R. Chauvin	feuille de scarole	30° C	adulte	femelle	0,366
Porcellio scaber	M. L. Auzou	liber de peuplier	12-13° C	40 à 50 mg en équilibre	les 2 sexes	0,65
Tachypodoïulus niger.	Y. Saudray	liber de pommier	12-13° C	adulte en équilibre	mâle	0,65
Tachypodoïulus niger.	Y. Saudray	liber de pommier	12-13° C	adulte en équilibre	femelle	0,40
Glomeris marginata..	Y. Saudray	orme altéré	12-13° C	adulte en équilibre	mâle	0,25
Glomeris marginata..	Y. Saudray	orme altéré	12-13° C	adulte en équilibre	femelle	0,28
Cylindroïulus silvarum	Y. Saudray	orme altéré	12-13° C	larves du 6e stade	les 2 sexes	0,41
C. silvarum	Y. Saudray	orme altéré	12-13° C	adulte en équilibre		0,35

a) Variations selon l'âge.

Il est admis que, pour une même espèce à régime uniforme pendant la croissance, le coefficient d'utilisation digestive est généralement élevé dans le jeune âge. C'est ce que semblent confirmer les valeurs rapportées pour *Cylindroïulus silvarum* (0,41 et 0,35). Cependant, on peut faire une critique de ces deux valeurs, qui permet de dire que cette différence en faveur des animaux les plus jeunes n'est peut-être pas significative.

Nous avons vu en effet (1re partie) que le rythme de croissance subit de telles variations individuelles que la notion de moyenne, dans cet ordre d'idées, est tout à fait illusoire. On ne peut pas définir avec exactitude « l'âge moyen des animaux par rapport à la mue » ; aussi n'est-on pas certain d'avoir dans les deux lots des animaux de même âge physiologique. La différence que l'on observe entre les deux lots peut être due au fait que, dans l'un des lots, se trouvaient des animaux différant de ceux de l'autre lot, non seulement par la taille ou le stade de développement, mais surtout par l'état physiologique de leur organisme.

b) **Variations selon le sexe.**

Chez *Gryllulus domesticus,* nourri avec des feuilles de scarole, R. Chauvin, cité par M. Lafon, a constaté une meilleure utilisation digestive pour les mâles (0,419) que pour les femelles (0,366). Chez *Tachypodoïulus niger,* nourri de liber de pommier, je constate le même phénomène, avec toutefois une différence beaucoup plus marquée (0,65 contre 0,40) entre mâles et femelles

Cette différence existe en dehors de la période de reproduction ; mais elle s'atténue notablement après cette dernière ; c'est ainsi que, peu de temps après la ponte, je relève un coefficient d'utilisation égal à 0,56 pour les mâles et 0,48 pour les femelles. Chez *Glomeris marginata,* on relève aussi une différence entre le coefficient d'utilisation digestive des mâles et des femelles, mais elle est si faible qu'on ne peut affirmer qu'elle est réellement significative d'une influence sexuelle sur le métabolisme de ces animaux. Il semble que le coefficient de l'utilisation digestive augmente avec le degré d'activité des animaux.

c) **Variations par rapport au régime habituel de chaque espèce.**

D'après M. Lafon, les Insectes ont un meilleur coefficient d'utilisation digestive quand ils sont nourris avec l'aliment qui constitue leur régime habituel. J'ai cherché à savoir si ce phénomène se retrouve chez les Diplopodes :

Premier cas. — Des adultes de *Glomeris marginata* et de *Cylindroïulus silvarum* ont été nourris de bois mort provenant d'un même stock ; on constate une légère différence dans leurs coefficients d'utilisation digestive : 0,25 à 0,28 pour *G. marginata,* contre 0,35 pour *C. silvarum.* Le bois utilisé représente l'aliment habituel de *Cylindroïulus,* tandis que *Glomeris* a un régime mixte, se nourrissant plutôt de bois tombé sur le sol de la forêt et de feuilles mortes.

Deuxième cas. — J'ai donné comme nourriture à *Tachypodoïulus niger* et à *Cylindroïulus silvarum* des morceaux de liber de pommier ; on constate une meilleure utilisation de cet aliment par *T. niger* (0,55 contre 0,40). Or, on remarque qu'il est tout à fait exceptionnel de récolter *C. silvarum* sous les troncs de pommiers morts, tandis que *T. niger* y est particulièrement abondant en Normandie.

On peut dire que le coefficient d'utilisation digestive est d'autant plus élevé que l'aliment proposé aux animaux se rapproche davantage de celui qu'ils consomment habituellement, comme si ces animaux étaient adaptés à un régime alimentaire donné.

3°) Conclusion.

Les Diplopodes utilisés dans ce travail n'utilisent pas la lignine, qui ne fait que transiter dans leur tube digestif ; aussi le coefficient d'utilisation digestive de ces animaux est-il fortement affecté par la teneur en lignine de l'aliment qu'ils consomment. L'utilisation digestive est d'autant meilleure que le bois est plus altéré. Les Diplopodes

de nos régions se nourrissent de bois mort et sont considérés comme étant des xylophages ; ils consomment en réalité un aliment dans lequel le bois n'est que le support des éléments nutritifs, appartenant en fait à son épiflore : champignons et bactéries.

Le coefficient d'utilisation digestive varie en fonction de l'état physiologique des animaux (éloignement de la mue, activité de reproduction). Il varie aussi en fonction de l'intensité de l'attaque du bois par les bactéries et les champignons qui doivent être, en définitive, considérés comme l'aliment réel de ces animaux et dont dépend la valeur nutritive du bois qu'ils consomment.

D. — APERÇU SUR L'UTILISATION DES DIFFÉRENTES CATÉGORIES ALIMENTAIRES.

A l'exemple d'études tentées sur 4 espèces de chenilles et sur la larve de *Tenebrio molitor* par Evans (1939) et par Evans et Goodliffe (1939) (cités par M. Lafon), l'étude de l'alimentation des Diplopodes peut être poussée plus loin par une analyse comparée de la nourriture et des excréta permettant de calculer l'utilisation de chaque catégorie alimentaire.

Ces études sont encore très peu nombreuses en ce qui concerne les Invertébrés. Aucun renseignement de ce genre n'a jamais été publié, à ma connaissance, sur les Myriapodes Diplopodes.

Les agronomes et, après eux divers physiologistes, définissent la relation nutritive de l'alimentation par le rapport suivant :

$$\frac{(\text{Lipides assimilables} \times 2{,}25) + (\text{Glucides assimilables})}{(\text{Protides assimilables})}$$

Pour les Diplopodes, cette étude est rendue délicate pour de multiples raisons.

a) dans la nature, des intermédiaires interviennent entre l'aliment global ou brut et les différentes catégories alimentaires réellement assimilables par les Diplopodes xylophages. Ce sont des champignons et des bactéries dont le développement, affecté par de nombreux facteurs, rend particulièrement fluctuante la quantité d'aliment réellement mis à la disposition du Diplopode. Au laboratoire, cette étude ne sera réellement rentable que lorsqu'on pourra poursuivre l'élevage de ces animaux avec un régime artificiel de composition bien connue.

b) Nous avons déjà vu que les lots d'animaux étudiés présentent une grande variabilité en ce qui concerne l'état physiologique des différents individus de chaque lot.

Des observations concernant l'utilisation globale des différentes catégories alimentaires ont été effectuées sur les trois espèces que l'on rencontre communément en Normandie, et dont la taille est favorable : *Cylindroïulus silvarum*, *Tachypodoïulus niger* et *Glomeris marginata*.

1°) Les Lipides.

Les bois et les écorces contiennent toujours une certaine proportion de graisses. Ces dernières sont extraites selon KUMAGAWA par épuisement à chaud par l'éthanol à 95° et reprise d'une partie aliquote par le benzène ; on évapore et on pèse la fraction soluble dans le benzène.

La teneur en graisses des bois dans lesquels on récolte *Tachypodoïulus, Cylindroïulus* et *Glomeris* est tout à fait variable ; on ne peut guère retenir une moyenne, les valeurs extrêmes déterminées sont les suivantes : 0,8 % et 2,4 %. On notera qu'elles sont nettement inférieures à celles indiquées par P. DESCHAMPS pour les écorces de *Pinus sylvestris* dont se nourrissent les larves de Cérambycides (7 %).

Tachypodoïulus niger, Glomeris marginata et *Cylindroïulus silvarum* assimilent tout ou partie de ces lipides.

Schéma expérimental.

Deux lots de chacune de ces espèces sont constitués ; on met à leur disposition du bois altéré dont on détermine la teneur en graisses. Les animaux sont nourris pendant 45 jours, les excréta étant enlevés tous les trois jours et placés dans de l'alcool à 95°. A la fin de cette expérience, on détermine la quantité de bois ingéré et, par calcul, la quantité de lipides consommés ; les teneurs en graisses des excréta de chaque lot sont déterminées.

RÉSULTATS.

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau 28.

TABLEAU XXVIII.

Utilisation des lipides du bois
par les Diplopodes *T. niger, C. silvarum* et *G. marginata*.

Espèces étudiées	Poids du bois ingéré (en mg)	Lipides du bois ingéré (en mg)	Poids des excréta (en mg)	Lipides des excréta (en mg)	Lipides retenus (en mg)	Lipides retenus en % des lipides ingérés	Lipides retenus par g de bois ingéré (en mg)
T. niger Lot 1	2.523	27,2	947	11	16	59	6,3
T. niger Lot 2	2.787	30	1.016	12,1	17,9	59,6	6,4
C. silvarum Lot 1	1.440	15,9	863	6,5	9,4	59	6,7
C. silvarum Lot 2	1.225	13,4	745	6,0	7,4	55,2	6,2
G. marginata Lot 1	3.840	65,3	2.735	33	32	49	8,3
G. marginata Lot 2	3.636	62	2.634	30,6	31,4	50,6	8,6

Les excréta contiennent toujours une certaine quantité de lipides, environ 1,2 % pour chacune des deux espèces étudiées, c'est-à-dire un taux qui s'apparente à celui du bois.

Il apparaît toutefois qu'environ la moitié des lipides ingérés est utilisée par les animaux (de 49 à 60 %). Si on tente une comparaison entre les deux espèces, il semble que *T. niger* retienne plus de lipides que *G. marginata* par rapport à l'ensemble des lipides ingérés. Cependant, en rapportant les lipides retenus à l'unité de poids de bois ingéré, on constate que *G. marginata* a tendance à retenir plus de graisses que *C. silvarum* et *T. niger* (8,5 mg, contre 6,4 mg par g de bois ingéré). Cette observation n'est certainement pas sans relation avec le fait que *Glomeris marginata* contient toujours un peu plus de graisses que les deux autres espèces. On peut encore calculer l'assimilation des lipides par rapport à l'unité généralement admise dans ce genre de travail et qui permet une comparaison plus fructueuse, c'est-à-dire au g d'animal sec pendant 30 jours, qui se déduit de la grandeur de la consommation alimentaire.

Pour *Tachypodoïulus* l'assimilation varie de 9,4 à 18,9 mg par g de substance sèche en 30 jours, tandis que pour *Glomeris* elle est de 19 mg. Ces dernières valeurs confirment que *Glomeris* retient plus de graisses que *C. silvarum* et *T. niger*.

Une étude plus poussée de cette question se heurte aux difficultés d'obtenir un aliment ayant une teneur en graisses bien déterminée et invariable, ce qui permettrait de rechercher si l'utilisation des graisses est constante ou si, au contraire, elle est influencée par divers facteurs, par exemple : la mue, la période de repos hivernal, l'activité sexuelle.

2°) Les Glucides.

Différents dosages sur du bois et des excréta de *Glomeris marginata*, et des essais de digestion artificielle, me font penser que la cellulose n'est pas utilisée par les Diplopodes. Champignons et bactéries, par leur action sur la ligno-cellulose, doivent mettre à la disposition de ces animaux des produits de dégradation plus ou moins assimilables.

Ce sont les hydrates de carbone (amidon et sucres), solubles dans les eaux chaudes ou froides qui sont la principale source énergétique des larves (P. Deschamps) et aussi des Diplopodes que nous étudions. Pour *Tachypodoïulus niger*, *Cylindroïulus silvarum* et *Glomeris marginata*, j'ai établi le bilan de l'utilisation des substances solubles dans l'eau chaude, qui se trouvent dans les bois consommés.

Schéma expérimental.

Trois lots de ces animaux sont constitués. *T. niger* est nourri de liber de pommier, *C. silvarum* de liber de peuplier et *G. marginata* de liber d'orme.

Au bout d'une dizaine de jours, on effectue une extraction aqueuse à l'aide de l'appareil de Kumagawa, d'une part sur l'aliment restant dans chaque cristallisoir d'élevage et, d'autre part, sur les excréta émis par les animaux de chaque lot.

Résultats.

Les résultats obtenus sont rapportés dans le tableau 29.

TABLEAU XXIX.

Extraction aqueuse de bois et des excreta correspondants pour *T. niger, G. marginata* et *C. silvarum*.

	Poids avant extraction (en mg)	Poids après extraction (en mg)	Perte de poids (en mg)	Perte en % du poids initial
Liber de pommier	544	466	78	14,3
Fragments de peuplier	561	460	101	18
Fragments d'ormes	697	484	113	16,1
Excreta de *T. niger*	430	363	67	15
Excreta de *C. Silvarum*	386	322	64	16
Excreta de *G. Marginata* ...	400	340	60	15

Il est évident que les teneurs en substances solubles dans les eaux chaudes dépassent les teneurs réelles en hydrates de carbones, car d'autres substances sont hydrosolubles. Nous verrons plus loin que certaines substances, azotées par exemple, se retrouvent dans la partie soluble dans l'eau.

Bien que la teneur en substances solubles dans l'eau soit peu différente dans les excreta de ce qu'elle est dans le bois, il n'en reste pas moins qu'une notable fraction de celles-ci est retenue lors du passage dans l'intestin de ces Diplopodes.

Quand *T. niger* consomme 100 mg de liber de pommier, contenant 14,3 mg de substances solubles, les excreta correspondants ont un poids d'environ 60 mg ; l'animal rejette avec eux :

$$\frac{15 \times 60}{100} = 9 \text{ à } 10 \text{ mg de substances solubles,}$$

il a donc retenu 4 à 5 mg d'hydrates de carbone, c'est-à-dire à peu près le tiers de la quantité contenue dans le bois.

Le même raisonnement appliqué à *C. silvarum* et à *G. marginata* montre que ces deux espèces retiennent une partie de ces substances (5 à 8 mg pour 100 mg de bois).

Il est probable qu'une espèce comme *Blaniulus guttulatus*, que l'on rencontre communément dans les tubercules de pommes de terre ou dans les fraises, utilise les hydrates de carbone d'une façon beaucoup plus intensive. Malheureusement, la petite taille des représentants de cette espèce, qui entraîne une très faible consommation alimentaire pour les lots que l'on peut constituer, ne m'a pas permis d'entreprendre l'étude expérimentale de la consommation des hydrates de carbone.

3°) Les protides.

La teneur moyenne en azote des protides étant 16 %, j'ai évalué, comme la plupart des auteurs, la teneur en protides des aliments, en multipliant par 6,25 la teneur en azote de ceux-ci.

Pour déterminer la teneur en azote de la substance à doser j'ai utilisé dans tous les cas la méthode de Parnass et Wagner après minéralisation à chaud par l'acide sulfurique concentré selon Kjeldhal.

Pour couvrir leurs besoins azotés, les animaux xylophages ne trouvent dans le bois que fort peu d'azote. D'après B.P. Uvarov (1927), R. E. Hungate (1938) et P. Deschamps, on relève les teneurs suivantes :

— Pin de Monterey : 0,4,

— *Pinus silvestris* : 0,2 pour la partie ligneuse et 0,4 pour l'écorce, cette dernière partie étant toujours un peu plus riche en azote.

J'ai déterminé la teneur en azote de bois fortement altéré et dans lesquels j'avais récolté les espèces suivantes : *T. niger, C. silvarum, G. marginata.* Pour cette dernière espèce, j'ai déterminé la teneur en azote de feuilles mortes qui de toute évidence lui servaient en partie de nourriture.

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau 30.

TABLEAU XXX.

Teneurs en azote
d'aliments consommés par trois espèces de Diplopodes xylophages
(*C. silvarum, T. niger, G. marginata*).

Nature de l'aliment	Teneur en azote (en %)	Teneur en protides en % (par calcul)
Orme ou peuplier altéré (*C. Silvarum,G. marginata*)	1,4 à 1,9	8,75 à 11,8
Liber de pommier altéré (*T. niger*)	1,7 à 2,1	10,6 à 13,1
Feuilles mortes (*G. marginata*) ...	0,4 à 1,0	2,5 à 6,25

On remarque immédiatement que la teneur en azote des bois dont se nourrissent ces Diplopodes est toujours plus élevée que celle des bois étudiés par B. P. Uvarov et R. E. Hungate. En outre, elle dépasse de beaucoup celle du bois consommé par les larves xylophages étudiées par P. Deschamps.

Cette notable différence doit être mise sur le compte des organismes végétaux (champignons et bactéries) qui habitent le bois en décomposition.

R. E. Hungate a mis en évidence le rôle joué par les champignons filamenteux, dont certaines espèces augmentent considérablement la teneur du bois en azote. E. Becker, cité par P. Deschamps, a observé que les larves qui vivent dans les régions du bois riches en champi-

gnons sont mieux développées. Les Diplopodes se nourrissent de bois plus altérés que ceux dont peuvent se nourrir les larves xylophages. Ces bois sont donc beaucoup plus riches en champignons et micro-organismes divers, ce qui explique leur teneur en azote plus élevée.

L'observation montre que certaines espèces de Diplopodes, en dehors de la période de reproduction, se concentrent en assez grand nombre dans les morceaux de bois particulièrement riches en champignons. C'est le cas par exemple de *C. silvarum* dont on peut récolter une centaine d'individus dans des morceaux de bois ayant moins d'un décimètre cube de volume. Sans aucun doute, l'abondance de nourriture des Diplopodes xylophages est liée à l'importance de la flore fongique des bois qu'ils habitent et sont susceptibles de consommer. Par conséquent ces animaux disposent d'une nourriture d'importance variable selon les conditions atmosphériques. La saison humide entraîne un important développement des champignons, tandis qu'en période sèche, chaude ou froide, la disparition de ces derniers coïncide avec un appauvrissement certain de la nourriture azotée. Il y a donc lieu de considérer que l'alimentation des Diplopodes xylophages comme *C. silvarum*, *T. niger* et *G. marginata* passe par des périodes d'abondance et de pénurie.

a) **Nutrition azotée en période d'abondance.**

J'ai établi le bilan azoté d'animaux récoltés dans les conditions suivantes :

C. silvarum : dans des morceaux de bois (orme) fortement envahis par des champignons.

T. niger : sous des troncs de pommiers, tombés et très humides (Octobre-Novembre et Avril-Mai).

G. marginata : avec *C. silvarum*, ou dans des feuilles mortes constituant la couche profonde du sol de sous-bois de hêtres.

Schéma expérimental.

Les animaux sont placés dans des cristallisoirs contenant le bois qui leur servait d'abri. Les bilans azotés de chaque lot correspondent à une alimentation sur dix jours ; j'ai pensé qu'une période plus longue aurait faussé complètement les conditions initiales (pourrissement des champignons, développement de moisissures).

Résultats.

Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau 31.

Ce tableau ne donne qu'une idée globale de l'utilisation des aliments azotés par les Diplopodes. En effet, la détermination du taux protidique des aliments, à l'aide du coefficient 6,25, ne fournissant qu'une estimation approximative de leur richesse en protides, ne permet pas de connaître la part effectivement assimilée par les animaux. De plus, la totalité de l'azote ne se trouve pas sous forme de protides.

En période de développement de la flore fongique, le bois qui sert de nourriture aux animaux doit être considéré comme un complexe constitué de deux parties :

1° un support, inerte, ligneux, qui est un sol pour les champignons

2° un élément vivant, constitué par ces derniers, mais qui, de ce fait, a son propre métabolisme azoté.

TABLEAU XXXI.

Bilan de l'utilisation globale des aliments azotés *C. silvarum, T. niger* et *G. marginata,* tpt 12-13°C. degré hygrométrique compris entre 90 et 100 %.

Animaux étudiés	Teneur en azote de l'aliment (en %)	Azote consommé en 30 jours par g d'animal (par calcul)	Protides correspondants par calcul : quantité d'azote × 6,25	Azote excrété en 30 jours par g d'animal
C. silvarum — 50 adultes en 5 lots.	1,7	48 mg	300 mg	12 mg
T. niger — 35 adultes en 5 lots	2,0	38 mg	237,5 mg	17 mg
G. marginata — 20 individus séparés	1,4	34 mg	212,5 mg	15,6 mg

Il en résulte que les animaux consomment non seulement les tissus qui constituent ces champignons, mais aussi tous les produits azotés qui proviennent de leur métabolisme.

J'ai tenté de déterminer, sur du bois fortement altéré et dont se nourrissaient *C. silvarum* et *T. niger,* la répartition des principales formes sous lesquelles se trouve l'azote de ce complexe alimentaire.

Pour présenter un bilan de la nutrition azotée, j'ai déterminé de la même façon les différentes fractions correspondantes sur les fèces de ces animaux.

Une première fraction correspond aux substances azotées qui accompagnent la partie soluble dans l'eau. On peut admettre que l'azote correspondant à cette première extraction se trouve essentiellement sous forme minérale. Cette fraction azotée n'a vraisemblablement pas de rôle dans l'alimentation de ces animaux.

La deuxième fraction sera définie comme étant celle qui, après épuisement par l'eau des substances hydro-solubles, est hydrolisée par l'acide sulfurique à 5 % à chaud. Cette hydrolyse prolongée transforme les protides en polypeptides et acides aminés qui sont solubilisés. L'azote de cette fraction correspondant aux protides est susceptible d'être assimilé par les Diplopodes. Le bilan de la nutrition azotée portera donc essentiellement sur cette partie.

Le résidu de cette hydrolyse contient encore de l'azote. Il s'agit surtout d'azote d'origine purique, (urée, acide urique, allantoïne), dont l'existence ne doit pas être mise en doute chez les champignons dont le métabolisme de l'azote d'origine purique a été étudié par A. Brunel (1936).

La teneur en azote de ces différentes fractions a été déterminée ; les résultats obtenus pour *C. silvarum* sont rassemblés dans le tableau 32.

TABLEAU XXXII.

Répartition des différentes fractions de substances azotées pour le complexe (bois + champignons) et pour les fèces de *C. silvarum*.

Fractions étudiées	Aliment (bois riche en champignons)		Fèces de *C. silvarum*	
	En % de la subtance sèche	En % de l'azote total	En % de la subtance sèche	En % de l'azote total
Azote de la fraction hydrosoluble	0,35	20	0,49	35
Azote de la fraction hydrolysée par SO^4H^2 à 5 % à chaud.	1,10	65	0,56	40
Azote du résidu.	0,17	10	0,25	18

On remarquera immédiatement que l'azote de la fraction hydrolysable par l'acide sulfurique à 5 % à chaud, qui en principe correspond aux protides, représente environ les 2/3 de l'azote total de l'aliment. La teneur en azote protidique du complexe alimentaire bois-champignons est sensiblement égal à 1 %, ce qui en fait un aliment nettement plus riche en azote assimilable que les bois étudiés par B. P. Uvarov, R. E. Hungate et P. Deschamps.

Les fèces de *C. silvarum* contiennent de l'azote protidique ; il s'agit, sans aucun doute, d'une partie non assimilable qui est évacuée avec les indigestats.

L'étude des deux tableaux représentatifs de la nutrition azotée de ces Diplopodes permet d'évaluer le coefficient d'assimilation des protides qu'il est indispensable de connaître pour calculer la relation nutritive. Ce coefficient est égal à :

$$\frac{\text{protides consommés} - \text{protides des fèces}}{\text{protides consommés}}$$

On rapportera ce coefficient au g sec d'animal en 30 jours. La quantité de protides consommés est égale à 65 % des protides du tableau n° 31, c'est-à-dire :

$$\frac{300 \times 65}{100} = 195 \text{ mg}$$

Pour 30 jours et par g d'animal, l'excrétion azotée totale s'élève à 12 mg (tableau 31) dont 40 % ou 4,8 mg (tableau 32) sont à mettre sur le compte de la fraction protidique.

Les fèces contiennent $4,8 \times 6,25 = 30$ mg de protides.

Le coefficient de l'assimilation protidique de *C. silvarum* nourri d'un complexe bois-champignon est donc égal à :

$$\frac{195 - 30}{195} = 0,84$$

Le même raisonnement appliqué à *T. niger* permet d'indiquer que son coefficient d'utilisation des protides semble plus faible : 0,70 à 0,75 ; il est vrai que le liber de pommier même fortement altéré présente un aspect et un peuplement en champignons fort différents de l'aliment proposé à *C. silvarum*.

En ce qui concerne *G. marginata*, nourri avec le même aliment que *C. silvarum*, le coefficient d'utilisation digestive s'élèverait à 0,76.

On constate que ces animaux, qui ont le même régime alimentaire, présentent des coefficients d'utilisation digestive du même ordre de grandeur.

b) Nutrition azotée en période de disette.

Le comportement des Diplopodes en période sèche, froide ou chaude, est assez variable ; mais se ramène toujours à un ralentissement plus ou moins considérable de l'activité générale de ces animaux et de l'activité alimentaire en particulier.

Les Diplopodes xylophages s'enfoncent à l'intérieur du bois altéré dès que les conditions deviennent mauvaises. Ils peuvent continuer à s'alimenter ; mais si on en juge par la faible quantité des excréta, cette alimentation est fort réduite.

J'ai déterminé la teneur en azote du bois altéré, quand les conditions climatiques n'y permettent pas le développement d'une flore mycologique abondante. La teneur en azote de ces bois, suffisamment altérés pour que les Diplopodes puissent y pénétrer en creusant des galeries et y trouver un abri et un habitat de degré hygrométrique convenable, n'atteint jamais 1 %, les valeurs les plus communes étant 0,7 à 0,8 %.

Il y a lieu de remarquer que ces animaux, en pénétrant dans une zone dépourvue de champignons et en y déposant des fèces provenant de la partie supérieure du bois, doivent contribuer à ensemencer cette zone, qui sera envahie dès que les conditions de température et d'humidité seront remplies.

En définitive, on ne peut pas établir le bilan du métabolisme azoté de ces animaux en période d'alimentation réduite ; il n'est pas possible d'évaluer avec précision la quantité d'aliment consommé et a fortiori l'importance de l'excrétion.

4°) Conclusion : la relation nutritive.

L'étude de l'utilisation des différentes catégories alimentaires devrait nous permettre de calculer la relation nutritive de ces Diplopodes.

L'estimation des lipides assimilables ne me semble pas erronée, aux erreurs de dosages près. En ce qui concerne la détermination de la quantité d'hydrates de carbone assimilables par ces animaux, il convient de faire une réserve importante. J'ai assimilé, comme P. Deschamps, les hydrates de carbone aux substances solubles dans l'eau chaude ; or nous avons vu, en étudiant les diverses formes d'azote consommé, que l'on retrouve des substances azotées dans l'eau chaude. Il y a donc estimation par excès et la relation nutritive s'en trouve augmentée d'une façon qu'il est difficile d'apprécier.

L'étude des substances azotées nous a permis de déterminer globalement la quantité de protides assimilés ; mais il faut insister sur le fait que l'aliment ingéré est un complexe dans lequel la part due aux champignons est variable. La relation nutritive que l'on obtient en fin de compte n'a donc qu'une valeur indicative, et il faudra encore de nombreuses études, avant de décider de sa vraie valeur pour une espèce donnée.

A l'aide des différents tableaux établis, on peut calculer la relation nutritive de *C. silvarum*.

Pour 1 g de complexe consommé, l'animal assimile 6,4 mg de lipides (tableau 28). L'estimation grossière des teneurs en glucides a montré qu'environ 50 mg étaient retenus par g d'aliment ingéré (suite au tableau 29). D'autre part, on a montré que 84 % des protides sont retenus, c'est-à-dire, que sur les 70 mg de protides que contient 1 g d'aliment, 58 mg sont assimilés. La relation nutritive s'exprime donc de la façon suivante :

$$\frac{\frac{(6{,}4 \times 2{,}25)}{58} + 50}{} = 1{,}1$$

On procède de la même façon pour le calcul de la relation nutritive de *T. niger* et de *G. marginata*.

$$T.\ niger\ :\ \frac{(6{,}3 \times 2{,}25) + 92}{69} = 1{,}5\ ;$$

$$G.\ marginata\ :\ \frac{(8{,}45 \times 2{,}25) + 90}{118} = 0{,}9.$$

On note que les deux espèces, nourries du même aliment constitué par du bois fortement altéré et riche en champignons, présentent des relations nutritives voisines (0,9 pour *G. marginata* et 1,1 pour *C. silvarum*) ; par contre *T. niger*, dont l'aliment diffère légèrement, a une relation nutritive plus élevée.

CONCLUSION DE LA TROISIÈME PARTIE.

Parmi les facteurs externes qui conditionnent le comportement des Myriapodes Diplopodes, l'eau occupe une place prépondérante.

Ces Arthropodes franchement terrestres, vivent cependant dans des milieux dont la teneur en eau atteignant toujours 40 %, entraîne un degré hygrométrique fort élevé dans l'atmosphère ambiante.

L'eau qui entre dans le métabolisme hydrique des Diplopodes est essentiellement absorbée avec la nourriture que ces animaux consomment.

J'ai observé que les aliments des Diplopodes contiennent au moins 60 % d'eau. Il est fort probable que le degré d'humidité oriente, d'une manière qu'il est difficile d'apprécier, le choix de l'aliment qu'ils consomment.

Ces Arthropodes peuvent compenser une trop faible hydratation de l'aliment solide par une ingestion directe d'eau par voie buccale. En dehors de ces apports directs (eau d'imbibition des aliments ou eau de boisson), les Diplopodes peuvent, comme on l'a déjà observé chez les Insectes, mais dans une plus faible mesure semble-t-il, utiliser une certaine quantité d'eau résultant de la fragmentation de molécules lipidiques.

Le passage des aliments dans le tube digestif des Diplopodes entraîne d'autre part une importante rétention des lipides (entre autres substances). Nous avons vu cependant que, chez *Tachypodoïulus niger*, par exemple, on est loin de retrouver dans l'organisme tous les lipides alimentaires retenus. La plus grande partie de ces derniers est donc détruite ; elle fournit ainsi une quantité d'eau qu'il ne m'a pas été possible d'apprécier. En période de disette prolongée, qui coïncide très souvent avec une importante sécheresse, les Diplopodes, comme la plupart des animaux, font appel à leurs réserves pour trouver les sources énergétiques que ne peut plus leur fournir l'alimentation. Or, le tissu adipeux de certaines espèces représente une masse importante de graisses, par rapport à l'ensemble de la matière organique extra-tégumentaire. Ces graisses peuvent être utilisées par les Diplopodes (en quantité particulièrement importante chez *Glomeris marginata* et *Pachybolus ligulatus*). Leur utilisation permet la formation d'une certaine quantité d'eau que j'ai appelée eau de métabolisme interne. Je projette d'étudier ultérieurement, au moyen de méthodes micro-calorimétriques, le métabolisme de divers Diplopodes en état de jeûne ; cette étude apportera certainement des précisions sur les modalités de la formation de cette eau d'origine interne.

L'eau mise à la disposition de l'organisme des Diplopodes leur permet de compenser des pertes importantes dont les causes sont diverses :

La défécation s'accompagne d'une perte d'eau de transit dont l'importante quantité, proportionnelle à la teneur en eau des aliments,

ne risque guère, en fait, de rompre l'équilibre hydrique de ces animaux.

Il est difficile de mesurer la quantité d'eau perdue par perspiration car on ne peut guère observer ce phénomène.

Quand le degré hygrométrique de l'atmosphère ambiante s'abaisse, ce qui diminue les apports d'eau, l'évaporation proportionnelle à la température, augmente à la surface du tégument des Diplopodes. La perspiration, directement liée aux variations du degré hygrométrique, c'est-à-dire, en dernière analyse aux variations climatiques, pourrait influencer le comportement de ces animaux.

Dès que le degré hygrométrique de leur habitat s'abaisse, les Diplopodes effectuent des migrations qui les amènent dans un habitat nouveau dont le degré d'humidité plus élevé devient compatible avec les activités de ces animaux.

Ces migrations sont parfois très réduites et peuvent consister, pour les Diplopodes qui vivent dans le bois, à quitter la surface externe, exposée directement aux variations climatiques, et à s'enfoncer profondément dans le bois, au sein duquel les conditions hygrométriques sont plus constantes. Ces migrations sont effectuées par les Diplopodes à l'occasion d'activités biologiques particulières. C'est ainsi que nous avons vu (2e partie, chapitre II) qu'avant la mue, les Diplopodes se soustraient aux variations du degré d'humidité en s'enfonçant dans le bois. Au moment de la mue, les animaux doivent d'ailleurs chercher à se protéger de la dessiccation, les pertes d'eau pouvant être considérables à cause de la minceur et de la perméabilité du nouveau tégument. Avant de pondre, la femelle s'enfonce dans le substratum, ce qui a pour conséquence de protéger de la dessiccation les œufs et surtout les jeunes dans les premiers moments qui suivent l'éclosion.

Ces migrations peuvent prendre une ampleur beaucoup plus grande en période prolongée de grande sécheresse ; c'est ainsi que les Diplopodes, vivant dans un secteur donné, peuvent le quitter et, par des migrations successives, gagner une zone plus humide située à plusieurs centaines de mètres de l'habitat primitif. J'explique de cette façon l'absence totale en été de *C. silvarum* et de *G. marginata* dans des troncs d'arbres que j'avais pris l'habitude de visiter durant la saison humide. En été, j'ai retrouvé de grandes concentrations de ces espèces 200 mètres plus loin, près d'un ruisseau qui permettait aux troncs proches de garder une plus grande humidité.

De nombreux Diplopodes sont xylophages (*Cylindroïulus* et *Tachypodoïulus*) d'autres sont phyllophages (*Glomeris*) ; tous ont un régime essentiellement végétal, comportant une forte proportion d'aliment encombrant. Ces animaux, dont l'activité est surtout nocturne, se nourrissent cependant le jour. La quantité d'aliment consommé, rapportée à l'unité de poids et à 30 jours, est sensiblement du même ordre de grandeur que pour d'autres Arthropodes à régime alimentaire semblable.

Le coefficient d'utilisation digestive est pratiquement proportionnel au degré d'altération des bois et des feuilles mortes consommés. L'altération est produite par des champignons et des bactéries qui mettent à la disposition des Diplopodes xylophages des substances assimilables. Les champignons constituent eux-mêmes, soit à l'état vivant, soit sous forme de restes de mycélium plus ou moins altérés, un aliment utilisé par ces animaux. En fait, la partie nutritive du bois mort est constituée, non par le bois lui-même, mais par la flore qui l'habite et dont le développement est soumis aux conditions climatiques, c'est-à-dire aux variations de température et d'humidité. L'eau joue donc un rôle important dans la nutrition des Diplopodes qui en sont réellement tributaires.

Comme pour tous les xylophages, le coefficient de l'utilisation digestive des Diplopodes est fortement influencé par la teneur en lignine de l'aliment consommé.

Dans cette troisième partie, j'ai fourni quelques renseignements sur l'utilisation des différentes catégories alimentaires par les Diplopodes. Ultérieurement, je pousserai plus avant les investigations sur cette question, en ayant recours à des moyens d'étude plus précis : méthodes microchimiques permettant d'opérer sur un plus grand nombre d'échantillons, ce qui confère aux résultats une valeur plus générale ; étude de l'alimentation des Diplopodes par application de la méthode des rations artificielles de composition connue et complétée par l'étude de l'excrétion correspondante.

Les lipides, en dehors du rôle accessoire qu'ils peuvent jouer dans l'économie de l'eau, constituent une source énergétique importante, les Diplopodes retenant au moins la moitié des lipides consommés.

Ayant vainement cherché si la cellulose était attaquée par les sucs digestifs des Diplopodes, je considère que les glucides assimilés par ces animaux proviennent des tissus des champignons vivant dans le bois consommé, ou résultent de l'action de ces champignons sur la ligno-cellulose.

Il en est de même des protides, puisque le bois dont l'altération est peu poussée est nettement moins riche en protides que le bois fortement altéré dont se nourrissent les Diplopodes.

Le développement des champignons du bois, agents de son altération, influence donc toute l'alimentation des Diplopodes qui est en définitive, liée à la quantité d'eau présente dans les bois consommés.

Soit directement, soit par l'intermédiaire de l'alimentation, l'eau reste le facteur essentiel de la vie des Myriapodes Diplopodes. Ces Arthropodes franchement terrestres ont pu, au cours de leur évolution, se libérer totalement du milieu aquatique ; cependant, ils demeurent tributaires dans une large mesure, de l'eau de l'atmosphère ambiante qui conditionne leur comportement.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Ces recherches biologiques et physiologiques fournissent des renseignements sur le développement post-embryonnaire et sur le mode de vie des Myriapodes Diplopodes.

Première partie.

Chez les Iulidés, à partir des quatrième et cinquième stades, la formule segmentaire ne suffit plus pour définir les stades des exemplaires que l'on désire étudier.

Chez le Iulidé *Cylindroïulus silvarum*, la variabilité segmentaire, qui s'instaure dès le troisième stade, ne semble pas anarchique. En effet, pour chacun des 6 premiers stades, il existe une formule segmentaire nettement prédominante. La tendance à l'acquisition d'un nombre déterminé de segments apodes est particulièrement marquée chez les jeunes larves de cette espèce.

Chez *Cylindroïulus silvarum*, le champ ocellaire s'accroît par l'adjonction d'une nouvelle rangée d'ocelles à chaque nouveau stade.

Ce critère permet de constituer des lots homogènes de Iulidés dont la formule segmentaire est variable, mais dont tous les individus appartiennent à un même stade.

Deuxième partie.

1°) Le tégument des Diplopodes, comme celui des autres Arthropodes, présente une structure stratifiée. La couche la plus externe n'est pas de nature cireuse ; elle peut cependant s'opposer à la déperdition de l'eau quand l'atmosphère se dessèche, tout au moins chez certaines espèces exotiques comme *Pachybolus ligulatus*.

Le tégument des Diplopodes est fortement minéralisé. Cette minéralisation est due essentiellement à la présence de sels de calcium dans la cuticule. Ils se présentent à l'état amorphe et leur origine est strictement alimentaire.

Le tégument des Diplopodes contient environ 75 % de sels de calcium . Corrélativement et comme pour tous les téguments calcifiés, la chitine représente la plus grande partie de la matière organique (de 70 à 72 %), ce qui entraîne une teneur en azote relativement basse. La matière organique du tégument de *Pachybolus ligulatus* contient

deux protides ; l'un, l'arthropodine, soluble dans l'eau, représente environ 12,5 % de la matière organique ; l'autre, insoluble, en représente environ 15,6 %.

Pendant la période d'intermue (période *C*), le squelette tégumentaire représente environ la moitié de la substance sèche totale des Diplopodes étudiés.

2°) Pendant une courte période qui précède l'exuviation, toute une série de modifications dans le comportement de l'animal et dans la composition chimique du tégument caractérisent la phase préexuviale qui correspond à la période *D*.

La formation des lignes de déhiscence peut être attribuée sans doute à des résorptions tégumentaires qui intéressent surtout, chez *Pachybolus ligulatus*, les phosphates et les protides.

Au cours de l'exuviation, les Diplopodes rejettent d'abord une capsule céphalique tégumentaire, puis, en général se débarrassent de l'exuvie en faisant glisser cette dernière vers l'arrière jusqu'à ce que l'ensemble de leur corps soit libéré.

J'ai montré qu'après l'exuviation, au cours des périodes *A* et surtout *B*, le squelette tégumentaire de *Pachybolus ligulatus* se consolide, en dehors de toute alimentation, grâce à une imprégnation massive de sels de calcium. Ces derniers sont libérés à partir de réserves calciques mobiles qui permettent à la nouvelle cuticule d'avoir très rapidement un taux de calcium atteignant 20 %.

Ensuite, pendant la période *C*, le tégument s'épaissit, il ne peut alors maintenir sa teneur en calcium que par les apports d'origine alimentaire.

Troisième partie.

1°) Les Diplopodes vivent toujours dans des milieux très humides. Quand le degré hygrométrique de l'atmosphère ambiante s'abaisse, l'évaporation à la surface du corps de ces Arthropodes augmente. Par leurs déplacements, ces animaux peuvent corriger les effets de l'abaissement du degré hygrométrique.

Les Diplopodes consomment une nourriture qui contient en général au moins 60 % d'eau dont la plus grande partie est rejetée avec les excréta et constitue une eau de transit.

J'ai montré que ces animaux peuvent absorber directement de l'eau de boisson.

Enfin, de l'eau de métabolisme est formée continuellement à partir des graisses d'origine alimentaire ; et, à partir de leurs propres réserves, les Diplopodes peuvent former de l'eau que j'ai appelée « eau de métabolisme interne ».

2°) L'activité alimentaire des Diplopodes est particulièrement intense la nuit ; elle diminue le jour mais ne cesse pas complètement.

Le transit alimentaire des Diplopodes xylophages dure de 4 à 5 heures.

Leur consommation alimentaire est en général du même ordre de grandeur que pour d'autres Arthropodes terrestres ayant sensiblement le même régime alimentaire.

Le calcul du coefficient d'utilisation digestive a montré que la lignine n'étant pas utilisée, les Diplopodes xylophages assimilent un à deux cinquièmes de l'aliment consommé. L'assimilation est meilleure quand le bois consommé est fortement altéré, ce qui signifie que les Diplopodes ne sont pas des xylophages vrais. La principale source nutritive se trouve en réalité dans les nombreux champignons qui habitent le bois mort et les feuilles mortes.

Une brève étude de l'utilisation globale des différentes catégories alimentaires m'a permis de calculer la relation nutritive de *G. marginata*, de *C. silvarum* et de *T. niger* ; elle est comprise entre 0,9 et 1,1.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1914. Attems (C.). — Afrikanische Spirostreptiden, nebst Ueberblick über die Spirostreptiden orbis terrarum.
(*Zoologica*, Bd. **25**, 5/6 Lief., pp. 65-66).

1926. Attems (C.). — Myriapoda, in : Handbuch der Zoologie ; eine Naturgeschichte der Stamme des Tierreiche, gegründet von Dr. Willy Kükenthal. Bd. **4**.

1953. Auzou (M. L.). — Recherches biologiques et physiologiques sur deux Isopodes onisciens : *Porcellio scaber* Lat. et *Oniscus asellus* L.
(*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e série, T. **15**, pp. 71-98).

1945. Beament (J. W. L.). — The cuticular lipoids of insects.
(*J. Exp. Biol.*, T. **31**, pp. 115-131).

1936 a. Blount (B. K.). — Insect epicuticle.
(*J. chem. soc.*, Vol. **57**, p. 545).

1936. b. Blount (B. K.). — The chemistry of the Insect.
(*J. chem. soc.*, Vol. **57**, pp. 1034-1036).

1950. Blower (G.). — Aromatic tanning in the Myriapods cuticle.
(*Nature*, Vol. **165**, p. 589).

1951. Blower (G.). — A comparative study of the Chilopod and Diplopod cuticle.
(*Quart. Journ. of Microsc. Sc.*, Vol. **92**, part. 2, June 1951, pp. 141-161).

1827. Brébisson (M. de). — Catalogue des Arachnides, des Myriapodes et des Insectes aptères que l'on trouve dans le Calvados.
(*Mém. Soc. Linn. Norm.*, T. **3**, pp. 254-274).

1895. Brölemann (H. W.). — Le Marais de la Ferté Milon. Myriapodes. Description d'une espèce nouvelle.
(*Feuilles J. Naturalistes*, 3e série, T. **25**, 298, pp. 145-148).

1910. Brölemann (H. W.). — Symphiles, Pselaphognathes, Polydesmoïdes et Lysiopetaloïdes. Myriapodes 1re série.
(*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 5e série, T. **5**, pp. 339-378).

1913. Brölemann (H. W.). — Glomeridès — 1re série.
(*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, T. **52**, pp. 387-445).

1923. Brölemann (H. W.). — Blaniulidae, Myriapodes, 1re série.
(*Biospeologica*, XLVIII).
(*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, T. **61-2**, pp. 99-453).

1926. Brölemann (H. W.). — Myriapodes recueillis en Afrique Occidentale française par M. l'Administrateur en Chef L. Duboscq.
(*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, T. **65**, pp. 1-159).

1935. Brölemann (H. W.). — Myriapodes, Diplopodes.
(Chilognathes I) (Faune de France, T. **29**).

1936. Brunel (A.). — Le métabolisme de l'azote d'origine purique chez les champignons.
(*Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Nouvelle série, T. **6**, Fasc. 1er, pp. 1-186).

1940. Bursell (E.) and Ewer (D. E.). — On the reactions to humidity of *Peripatopsis moseleyi*.
(*Journ. of Exp. Biol.*, vol. **26**, N° 4, pp. 335-353).

1930. Buxton (P. A.). — Evaporation from Mealworm and atmospheric humidity.
(*Proc. Roy. Soc. London*, Vol. **106**, p. 560).

1943. Causey (N. B.). — Studies on the life history and the ecology of the hot-house milliped, *Orthomorpha gracilis* C. L. Koch 1847.
(*Amer. Midl. Nat.*, Vol. 29, Fasc. 3, pp. 670-682).

1941. Chauvin (R.). — Contribution à l'étude physiologique du criquet pélerin et du déterminisme des phénomènes grégaires.
(*Ann. Soc. Ent. France*, Vol. 110, pp. 133-272).

1950. Cloudsley-Thompson (J. L.). — Epicuticle of arthropods.
(*Nature*, Vol. 165, April 29, 1950).

1950. Cloudsley-Thompson (J. L.). — The water relations and cuticle of *Paradesmus gracilis* (Diplopoda, Strongylosomidae).
(*Quart. Journ. of Microsc. Sc.*, Vol. 91, part. 4, Déc. 1950).

1951. Cloudsley-Thompson (J. L.). — Studies in diurnal rythme. 1 — Rhythmic behaviour in millipeds.
(*J. exp. Biol.*, T. 28, pp. 165-172).

1951. Cloudsley-Thompson (J. L.). — On the reponses to environmental stimuli, and the sensory physiology of Millipeds (Diplopoda).
(*Proc. Zool. Soc. London*, T. 121, pp. 253-277).

1958. Cloudsley-Thompson (J. L.). — Spiders, Scorpions, Centipedes and Mites. The ecology and natural history of woodlice, « Myriapods » and Arachnids.
(Pergamon Press — London).

1924. Crozier (W. J.). — On the critical thermal increment for locomotion of a Diplopod.
(*Journ. Gener. Physiol.*, Vol. 7, pp. 123-136).

1928. Dawidoff (C.). — Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés, pp. 536-549).
(Masson et Cie Editeurs — Paris).

1944. Deschamps (P.). — Sur la digestion du bois par les larves de Cérambycides (Note préliminaire).
(*Bull. Soc. entom.*, Vol. 44, p. 104).

1948. Deschamps (P.). — Les sources et les besoins en eau de quelques larves xylophages — L'eau du métabolisme.
(*Bull. Soc. Zool. France*, Vol. 72, pp. 208-225).

1953. Deschamps (P.). — Contribution à l'étude de la xylophagie. La nutrition des larves de Cérambycides.
(*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 1953, 11e série, T. 15, pp. 449-533).

1939. Drach (P.). — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes.
(*Ann. Inst. Océan.*, Vol. 19, pp. 103-391).

1942. Drach (P.) et Lafon (M.). — Etudes biochimiques sur le squelette tégumentaire des Décapodes Brachyoures (Variations au cours du cycle d'intermue).
(*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, T. 82, Notes et revue, N° 3, pp. 100-118).

1943. Eaton (T. J.). — Biology of a mull-forming milliped, *Atheloria coriacea*.
(*Amer. Midl. Nat. Notre-Dame*, pp. 713-723).

1951. Edney (E. B.). — The evaporation of water from woodlice and the milliped *Glomeris*.
(*J. Exp. Biol.*, T. 28, pp. 91-115).

1957. Edney (E. B.). — The water relations of terrestrial arthropods Cambridge Monographs in experimental biology. 5.
(Cambridge University Press).

1855. Fabre (J. H.). — Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriapodes.
(Thèses Fac. Sc. Paris, N° 193).

1938. Fahlander (K.). — Die segmentalorgane des Diplopoda, Symphyla und Insecta Apterygota.
(*Zool. Bidr. Uppsala*, T. 18, pp. 243-251).

1938. Feytaud (J.). — Sur le régime alimentaire et le caractère nuisible des *Blaniulus guttulatus Bosc.*
(*Rev. Chil. Hist. Nat.*, pp. 58-62).

1943. Fraenkel (G.) et Blewett (M.). — The basic food requirements of several Insects.

1949. Fraenkel (G.) et Blewett (M.). — The utilization of metabolic water in the Insects.
(*Bull. Entom. Res.*, Vol. 35, p. 127).

1883. Gadeau de Kerville (H.). — Les Myriapodes de Normandie, 1re liste suivie de diagnoses d'espèces et de variétés nouvelles par le Dr. R. Latzel.
(*Bull. Soc. Amis Sc. Nat. Rouen*, 2e sér., 19e Ann., 2e Sem., pp. 251-272).

1885. Gadeau de Kerville (H.). — Les Myriapodes de Normandie, 2e liste suivie de diagnoses d'espèces et de variétés nouvelles par le Dr. R. Latzel.
(*Bull. Soc. Amis Sc. Nat. Rouen*, 3e sér., 21e Ann., 2e sem., pp. 165-177).

1887. Gadeau de Kerville (H.). — Addenda à la Faune des Myriapodes de la Normandie.
(*Bull. Soc. Amis Sc. Nat. Rouen*, 3e sér., 25e Ann., 1er et 2e sem., pp. 363-367).

1889. Gadeau de Kerville (H.). — Deuxième addenda à la Faune des Myriapodes de la Normandie.
(*Bull Soc. Amis Sc. Nat. Rouen.* 3e sér., 25e Ann., 1er et 2e sem., pp. 363-367).

1837. Gervais (P.). — Sur les demi-métamorphoses des Myriapodes.
(*Bull. Soc. Ent. de France*, Vol. 45, I).

1946. Govaerts (J.) et Leclercq (J.). — Water exchange between Insects and air moisture.
(*Nature*, Vol. 157, p. 483).

1937. Gunn (D. L.). — Humidity reactions of wood-louse, *Porcellio*.
(*J. Exp. Biol.*, 14, pp. 178-186).

1931. Hawley (L. F.) et Wise (E.). — La chimie du bois.
(Dunod. Paris 1931).

1917. Headle (T. J.). — Some facts relative to the influence of atmospheric humidity on Insect metabolisme.
(*J. Econ. Entom.*, Vol. 10, p. 31).

1887. Heathcote (F. G.). — On the postembryonic development of *Iulus*.
(*Proc. R. Soc. London*, Vol. 43, N° 61).

1925. Heukelekian (H.) et Waksman (S.). — Carbon and nitrogen transformation in the decomposition of cellules by fungi filamentous.
(*J. Biol. Chem.*, Vol. 66, pp. 323-342).

1938. Hungate (R. E.). — The symbiotic utilization of cellulose.
(*J. of. Elis. Mitc.*, Vol. 62, pp. 9-24).

1952. Husson (R.). — A propos du rôle des gastrolithes chez les Ecrevisses.
(*C. R. Ac. Sc.*, T. 235, pp. 905-907).

1933. Jawlowski (H.). — Contribution à la faune des Diplopodes de la France.
(*Ann. Mus. Zool. Pologne*, 9, pp. 369-374).

1941. Johanssen (O. A.) and Butt (F. H.). — Embryology of Insects and Myriapods. The developmental history of Insects Centipeds, and Millipeds from egg deposition to hatching.
(New-York and London, 462 pages, 370 textsfigs, Myriapods, pp. 382-415).

1934. Khouvine (Y.). — Décomposition et synthèse de la cellulose par les bactéries.
(Hermann, Editeur).

1955. Kinkel (H.). — Zur Biologie und Okologie des getüpfelten Tausendfutzes *Blaniulus guttulatus* Gerv.
(*Zeits, f. angew. Ent.*, 37, 4, pp. 401-436).

1950. Kramer (S.) et Wigglesworth (V. B.). — The outer layers of cuticle in the cockroach *Periplaneta americana* and the function of the oenocytes.

1943. Lafon (M.). — Recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tégumentaire des Arthropodes.
(*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e série, T. V, pp. 113-146).

1948. Lafon (M.). — Nouvelles recherches biochimiques et physiologiques sur le squelette tégumentaire des Crustacés.
(*Bull. Inst. Océan.* N° 939).

1950. Lafon (M.). — Essais sur l'alimentation d'un Insecte : *Blatta orientalis* L. I. Données quantitatives sur la nutrition azotée.
(*Phys. comp. et œcolog.*, Vol. 11, N° 3, Avril 51).

1951. Lafon (M.). — Quelques documents sur l'appétit et la consommation alimentaire chez les Insectes.
(*Ann. de la nutr. et de l'alim.*, 1951, V, pp. 485-504).

1939. Lafon (M.) et Teissier (G.). — Le métabolisme de l'inanition chez la larve de *Tenebrio molitor*.
(*C. R. Soc. Biol.*, Vol. 131).

1955. Lal (M. B.) et Srivastava (S. C.). — On some peculiarities of the cuticle of Indian Myriopods.
(*Proc. Indian Sc. Congr.*, 1955, N° 3, pp. 288-289).

1937. Langner (E.). — Untersuchungen an Tegument und Epidermis bei Diplopoden.
(*Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. 63, 4, pp. 483-541).

1884. Latzël (R.). — Die Myriopoden des Osterreichisch-ungarischen Monarchie — Zweite hälfe : Die Symphylen, Pauropoden und Diplopoden.
(Wien 1884).

1948. Leclercq (J.). — Influence des conditions hygrométriques sur les larves, les nymphes, les adultes de *Tenebrio molitor*.
(*Arch. Intern. Physiol.*, Vol. 55, pp. 366-377).

1948. Leclercq (J.). — Contribution à l'étude du métabolisme de l'eau chez la larve de *Tenebrio molitor*.
(*Arch. Intern. Physiol.*, Vol. 55, pp. 412-420).

1955. Lees (A. D.). — The physiology of diapause in Arthropods.
Cambridge monographs in experimental biology, 1.
(Cambridge University Press).

1934. Legendre (R.). — Myriapodes recueillis dans les parages de Concarneau (Finistère).
(*Bull. Soc. Sci. Nat. O. F. Nantes*, 5, sér. 4, pp. 197-198).

1939. Lepesme (P.). — Recherches quantitatives sur la variation artificielle de la teneur en eau de quelques Insectes et sa limite mortelle.
(*C. R. Ac. Sc.*, Vol. 208, p. 1743).

1953. Lison (L.). — Histochimie et cytochimie animales.
(Paris G. V. Editeurs).

1933. Loomis (H. F.). — Egg-laying and larval stages of a Milliped, *Arctobolus marginatus* (*Say*) Cook, native at Washington.
(*J. Washing. Acad. Sc.*, 23, pp. 100-109).

1954. Lordello (L. G. E.). — Observaçôes sôlre alguns Diplopodos de interêsse agricola.
(*Ann. Ex. Sup. Agricol. « Luiz de Cuciroz » Bras.*, 11, pp. 69-76).

1956. Lower (H. F.). — Terminology of the Insect integument.
(*Nature G. B.*, 178, N° 4546, pp. 1355-1356).

1939. Manigault (P.). — Recherches sur le calcium chez les Mollusques Phosphatase et précipitation calcique ; histochimie du calcium.
(*Ann. Inst. Océan.*, T. XVIII, Fasc. 5, pp. 331-426).

1948. Marlier (G.). — La perméabilité à l'eau de la peau d'un insecte aquatique.
(*Ann. Soc. roy. Zool. Belge*, T. 79, pp. 63-72).

1932. Mellanby (K.). — Metabolism fasting mealworm *Tenebrio*.
(*Proc. Roy. soc.*, série B, vol. 111, pp. 376-396).

1934. Mellanby (K.). — The side of loss water of some Insects.
(*Proc. Roy. Soc.*, série B, vol. 116, pp. 139-149).

1935. Mellanby (K.). — Evaporation from Insect.
(*Biol. Rev.*, Vol. **10**, pp. 317-333).
1935. Mellanby (K.). — Atmospheric humidity and metabolism.
(*Nature*, vol. **138**, p. 123).
1936. Mellanby (K.). — Humidity and Insect metabolism.
(*Nature*, Vol. **138**, p. 124).
1953. Perttunen (V.). — Reactions of Diplopods to the relative humidity of the air. Investigations on *Orthomorpha gracilis, Iulus terrestris* and *Schizophyllum sabulosum*.
(*Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fennicae Vanamo*, Vol. **16**, N° 1).
1932. Pflugfelder (O.). — Uber den mechanismus der segmentbildung bei der embryonalentwicklung und anamorphose von *Platyrrhacus amauros Attems*.
(*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd CXl, pp. 650-723).
1949. Pochon (J.). — Le rôle des anaérobies dans la nature.
(11e Congrès International des microbiologistes de langue française, N° 23 — Bruxelles).
1951. Pochon (J.) et Bay (Mme). — La cellulolyse bactérienne, importance des techniques pour son étude.
(*Ann. Inst. Pasteur*, T. **81**, N° 2, pp. 179-186).
1938. Policard (A.). — La méthode de micro-incinération.
(Hermann et Cie Editeurs — Paris).
1950. Policard (A.). — Précis d'histologie physiologique.
(5e édition, G. Doin et Cie Editeurs — Paris).
1927. Prenant (M.). — Les formes minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants et le problème de leur déterminisme.
(*Biolog. Proc. Cambr. Philos. Soc.*, Vol. 2, pp. 364-393).
1954. Prevost (A. R.), Fischer (G.), Bizzini (B.) et Raynaud (M.). — Etude sur les Bactéries ligninolytes.
(*C. R. Ac. Sc.*, T. **238**, p. 743).
1940. Pryor (M. G.). — On the hardening of the cuticle of Insects.
(*Proc. Roy. Soc. London*, série B, pp. 393-407).
1935. Ramsay (J. A.). — Evaporation of water from cockroach.
(*J. Exp. Biol.*, Vol. **12**, pp. 372-683).
1913. Ribaut (M.). — Ascorpermophora (Myriapodes) 1re série, Biospeologica XXVIII.
(*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, T. X, 5e série, p. 399-478).
1951. Richards (A. G.). — The integument of Arthropods, the chemical components and their properties, the anatomy and development, and the permeability.
(Univ. Minnesota Press Mineapolis).
1941. Robertson (J. D.). — The function and metobilism of calcium in the Invertebrata.
(*Biol. Rev.*, Vol. **16**, N° 2, pp. 106-133).
1955. Sahli (F.). — Présence en Sarre et contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Cylindroïulus* (*Aneuloboïulus*) *silvarum Meinert*. 1868.
(Myriapoda, Diplopoda, Iulidae.
(*Ann. Univers. saarlandes*, pp. 151-163).
1958. Sahli (F.). — Données sur le développement post-embryonnaire de *Tachypodoïulus albipes* C. L. Koch.
(*C. R. Ac. Sc.*, T. **246**, N° 13, p. 2037-2039).
1952. Saudray (Y.). — Développement post-embryonnaire d'un Iulidé indigène *Cylindroïulus* (*Aneuloboïulus*) *silvarum Meinert*.
(*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, T. **89**, Notes et Revue, N° 1, pp. 1-14).
1953. Saudray (Y.). — La composition du tégument et ses modifications au moment de la mue chez les Myriapodes Diplopodes.
(*C. R. Ac. Sc.*, T. **237**, pp. 1802-1804).
1934. Shubart (O.). — Tausendfützler oder Myriapoda. I. Diplopoda (in Dahl, Die Tierweet Deutchlands Iena, **28**, 318 p.).

1950. Silvestri (F.). — Segmentazione del corpo du Colobognati (Diplopodi). (*Bull. Labor. Entomol.*, Partici 9).
1927. Terroine (E. F.). — Sur l'élaboration synthétique des corps gras chez les larves xylophages.
(*C. R. Soc. Biol.*, Vol. 47, p. 586).
1928. Terroine (E. F.). — Contribution à l'étude de la constitution chimique et du métabolisme des corps gras chez les Insectes.
(*Bull. Soc. Chim. Biol.*, Vol. 10, p. 784).
1941. Trim (A. R.). — Studies in the chemistry of the insect cuticle. 1. Some general observations on certain Arthropod cuticles with special reference to the characterization of the proteins.
(*Bioch. Journ.*, 35, pp. 1088-1098).
1927. Uvarov (B. P.). — Insect nutrition and metabolism.
(*Trans. Ent. Soc. London*, Vol. 76, pp. 255-343).
1947. Vachon (M.). — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Pachybolus ligulatus* Voges.
(Myriapodes, Diplopodes, Spirobolides).
Les étapes de la croissance.
(*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e série, T. 2, pp. 109-121).
1928. Verhoeff (K. W.). — Diplopoda (in Bronns Kl. U. Ord. d. Tier-Reichs. Leipzig, 5, 2, 1, Teil. pp. 1-1072).
1932. Verhoeff (K. W.). — Diplopoda (in Bronns Kl. U. Ord. d. Tier-Reichs. Leipzig, 5, 2, Teil, pp. 1073-2084).
1939. Wigglesworth (V. B.). — The principles of Insect physiology. (Methuen. London).
1943. Wigglesworth (V. B.). — Transpiration through the cuticle of Insects. (*J. Ex. Biol.*, Vol. 21, p. 97).
1925. Yonge (C. M.). — The digestion of celluloses by Invertebrates. (*Science Progress*, Vol. 20, p. 242).

DEUXIÈME THÈSE.

Propositions données par la Faculté :

Biochimie du plancton

Vu :
Le Président de la Thèse,
J. JACQUET.

Vu :
Le Doyen,
N. LOZAC'H.

Vu et permis d'imprimer :
Caen, le 28 Avril 1961.
Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,
P. DAURE.

Achevé d'imprimer le 15 octobre 1961.

Imprimerie Maurice DECLUME, Lons-le-Saunier. — 782-61-473
Octobre 1961 « Dépôt légal 4e trimestre 1961 — N° 5229 ».